

Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Lichtempfindlichkeit geblendeter Fische

Inauguraldissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Ingrid de la Motte

aus Marienwerder (Westpr.)

Mai 1964

1965

Erster Berichterstatter: Prof. K. VON FRISCH

Zweiter Berichterstatter: Prof. H. AUTRUM

Tag der mündlichen Prüfung: 24. Feb. 1965

Sonderdruck

aus Zeitschrift für vergl. Physiologie, Bd. 49, S. 58—90 (1964)

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

UNTERSUCHUNGEN ZUR VERGLEICHENDEN PHYSIOLOGIE
DER LICHTEMPFINDLICHKEIT GEBLENDETER FISCHE*****

Von

INGRID DE LA MOTTE

Mit 9 Textabbildungen

(Eingegangen am 22. Juni 1964)



* Herrn Professor VON FRISCH in Dankbarkeit und Verehrung gewidmet.

** Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. K. VON FRISCH, danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit, ihm und Herrn Prof. H. AUTRUM für vielseitige Unterstützung.

*** Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

Inhaltsverzeichnis		Seite
A.	Einleitung	58
B.	Belichtungsversuche an geblendeten Fischen	59
1.	Material und Methode	59
2.	Nachweis der Lichtempfindlichkeit	60
	a) Spontane Reaktionen geblendeter Fische auf Licht S. 60. — b) Dressur-	
	reaktionen geblendeter Fische auf Licht S. 61.	
3.	Versuche zur Lokalisation der Lichtempfindlichkeit	68
	a) Dressurreaktionen bei lokaler Belichtung S. 68. — b) Spontane Reak-	
	tionen bei lokaler Belichtung S. 69.	
C.	Bestimmung der relativen spektralen Empfindlichkeit und absoluten Seh-	
	schwelle des Epiphyse-Zwischenhirnsystems einer dunkeladaptierten, ge-	
	blendeten Elritze	77
1.	Material und Methode	77
2.	Bestimmung des Aktionsspektrums der geblendeten Elritze.	78
	a) Auswertung der Versuche S. 78. — b) Ergebnisse S. 80. — c) Be-	
	sprechung der Ergebnisse S. 80.	
3.	Messung der Durchlässigkeit der über dem Gehirn liegenden Gewebe für	
	Licht verschiedener Wellenlängen	81
	a) Methode S. 81. — b) Ergebnisse S. 82. — c) Besprechung der Ergeb-	
	nisse S. 82.	
4.	Berechnung der für das wirksamste Licht, $\lambda_{\max} = 532 \text{ m}\mu$, benötigten	
	Schwellenenergie	84
D.	Diskussion	85
	Zusammenfassung	87
	Summary	88
	Literatur	88

A. Einleitung

Schon im Jahr 1911 wies VON FRISCH nach, daß die Epiphyse geblendeter Elritzen als Lichtsinnesorgan funktioniert. Die Befunde von FRISCHS wurden später von seinem Schüler SCHARRER (1928) bestätigt und erweitert.

Trotzdem stand die alte Frage, ob die Sinneszellen der Knochenfischepiphyse Strahlungs-, Mechano- oder Chemorezeptoren seien, auch weiterhin zur Diskussion. So hielt z.B. VAN DE KAMER (1956) die nachgewiesene Lichtsinnesfunktion (v. FRISCH 1911, SCHARRER 1928, HOAR 1955) für eine Ausnahme und sah die generelle Funktion der Epiphysensinneszellen in einer Perzeption des Druckes oder der chemischen Zusammensetzung des Liquors. Spätere Arbeiten (THINES u. KÄHLING 1957, MARSHALL u. THINES 1958, BREDER u. RASQUIN 1950, RASQUIN 1958) brachten dagegen weitere Hinweise für die Lichtempfindlichkeit der Knochenfischepiphyse.

In der vorliegenden Untersuchung werden Lichtreaktionen geblendeter Fische im Verhaltensversuch geprüft. Zunächst geht es dabei um die Frage der Verbreitung der Fähigkeit zur augenlosen Lichtwahrnehmung innerhalb der Knochenfische. Darüber hinaus werden Fragen nach der Lokalisation (Haut oder ZNS), der Wellenlängenabhängigkeit und der absoluten Schwelle der augenlosen Lichtwahrnehmung angeschnitten und im Rahmen der angewandten Methodik gelöst.

B. Belichtungsversuche an geblendeten Fischen

1. Material und Methode

Die Versuche wurden an 18 Fischarten aus 16 Familien (vgl. Tabelle 1, S. 67) durchgeführt: *Acipenser ruthenus* L., *Salmo irideus* W. GIBB., *Umbra pygmaea* DE KAY, *Esox lucius* L., *Hemigrammus caudovittatus* AHL., *Phoxinus phoxinus* L., *Abramis brama* L., *Gobio gobio* L., *Nemachilus barbatulus* L., *Ameiurus nebulosus* LE SUEUR, *Anguilla anguilla* L., *Gasterosteus aculeatus* L., *Lebistes reticulatus* PETERS, *Lota lota* L., *Perca fluviatilis* L., *Cottus gobio* L., *Polypterus palmas* AYRES, *Protopterus dolloi* BOULENGER.

Die meisten Tiere stammten aus Gewässern der Münchener Umgebung, junge Forellen und junge Hechte aus Fischzuchtanstalten, junge Aale (12–22 cm Länge) lieferte der Deutsche Fischerei-Verband in Hamburg. Welse, Hundsfische, Sterlets, Guppys, *Protopterus* und *Polypterus* wurden beim Händler bezogen. Das Alter der Versuchstiere ist nicht bekannt. Von den größeren Arten wurden Jungtiere zwischen 5 und 12 cm Länge verwandt.

Alle Versuche und Dressuren wurden in einem völlig abgedunkelten Raum und mit geblendeten Tieren durchgeführt.

Die Fische wurden in Narkose (Urethan 0,5%, MS 222 1:2000) durch Exstirpation der Augenbulbi geblendet. Zur besseren Wundheilung wurde die leere Augenhöhle mit einem Stück Fibrospum (Fa. Promonta, Hamburg) verstopft. Die Operation dauert 1–3 min, und die Tiere überstehen sie gut. So nahm z.B. eine Elritze 30 min nach Exstirpation beider Augen schon Futter an.

Die Versuchstiere wurden in Vollglasbecken (21 × 29 × 23 cm) mit stehendem Leitungswasser und Durchlüftung gehalten. In den Becken von Aalen, Welsen, *Polypterus* und *Protopterus* lagen gläserne Wohnröhren, die von den Tieren gut angenommen wurden. Der Wasserstand betrug 4–8 cm, die Wassertemperatur 15–18°C für Kaltwasserfische, 20–24°C für Warmwasserfische. Das Wasser wurde nach Bedarf gewechselt: Nach Operationen ein- bis zweimal täglich, bei

gesunden Tieren und *Tubifex*-Fütterung einmal in der Woche oder noch seltener, bei gesunden Tieren und Pferdefleisch-Fütterung jeden 2.—3. Tag. Gefüttert wurde im allgemeinen mit Pferdefleisch oder *Tubifex*, seltener mit *Chironomiden*-Larven oder Regenwurmstücken. Für den *Protopterus* wurden zusätzlich Schnecken zur Fütterung verwandt. Die Fische nahmen das Futter von der Pinzette.

Die Seitenwände der Versuchsbecken waren innen und außen schwarz gestrichen, der Boden blieb durchsichtig. Die Becken standen auf Glasplatten, unter denen in einem Abstand von 80 cm ständig Glimmlampen brannten. Mit Hilfe mehrerer Lagen Transparentpapiers wurde diese Untergrundbeleuchtung soweit reduziert, daß die Bewegungen der Versuchstiere für einen völlig dunkel adaptierten Beobachter gerade noch erkennbar waren. Jedes Becken mit seiner Glimmlampe war durch Verdunkelungspapier gegen Lichteinfall aus den benachbarten Becken abgeschirmt. Ein schwarzes Schutzdach über der ganzen Beckenreihe absorbierte den größten Teil des bei Belichtungsversuchen vom Beckengrund reflektierten Lichtes.

Für Dressuren und Versuche wurde gebündeltes Licht einer 30 Watt-Niedervoltlampe benutzt. Der Durchmesser des Lichtfleckes betrug bei scharfer Abbildung der Leuchtfeldblende etwa 2 cm, er konnte durch zunehmende Entfernung vergrößert, mit Lochblenden bis zu 1 mm Durchmesser verkleinert werden. Ein Wärme-Interferenzfilter, *Balzer's Calaflex A*, im Strahlengang verhinderte eine Dressur auf Wärmestrahlung.

In den Dressuren wurde Licht als Signalreiz mit einem Futterangebot kombiniert. Bewirkt allein der Signalreiz Reaktionen, welche normalerweise von Futterreizen ausgelöst werden, so ist der Beweis für eine augenunabhängige Lichtwahrnehmung erbracht. Kontrollversuche ohne Licht prüften den Einfluß anderer Signale (Geräusche, Erschütterungen) auf die Reaktionen. Die Zeit zwischen Reizbeginn und Reaktionsbeginn wurde mit der Stoppuhr gemessen.

2. Nachweis der Lichtempfindlichkeit geblendeter Fische

a) Spontane Reaktionen geblendeter Fische auf Licht

Frisch geblendete Fische verhalten sich in den ersten Stunden nach Entfernung der Augen meist vollkommen ruhig. Bei einigen Tieren konnten in diesem Stadium deutliche phobische Reaktionen auf Belichtung beobachtet werden: Barsche, Stichlinge, Koppen und Guppys wurden während der Belichtung unruhig und kamen erst außerhalb des Lichtkegels wieder zur Ruhe. Besonders deutlich reagierten die Guppys, für die — da Dressurversuche fehlen — die Photokinese der einzige Nachweis der Lichtempfindlichkeit ist. Sobald die Fische sich von den Nachwirkungen der Operation erholt hatten, schwammen sie ständig so lebhaft im Becken umher, daß photokinetische Reaktionen nicht mehr erkennbar waren.

Noch deutlicher als bei den eben erwähnten Fischen waren die photophobischen Reaktionen von Aalen und *Protopterus*, über die in einem späteren Abschnitt noch genauer berichtet werden soll. Die Reaktionen waren bei diesen Fischen auch nach dem Abklingen der Operationsfolgen sowie während und nach erfolgreicher Dressur noch gut erkennbar.

b) Dressurreaktionen geblendeter Fische auf Licht

In den Dressuren machten sich wesentliche Verhaltensunterschiede der einzelnen Arten bemerkbar, die bei der Beurteilung der Dressurergebnisse berücksichtigt werden müssen und hier näher erläutert werden sollen.

Schon die „Freßstimmung“, die erste Voraussetzung für eine Reaktion auf Futterangebot, wird bei den einzelnen Fischarten verschieden stark durch Störfaktoren unterdrückt: Elritzen und Regenbogenforellen erwiesen sich als äußerst unempfindlich gegenüber allen möglichen Störungen. Bei allen anderen untersuchten Arten beeinträchtigten z. B. schon leichte Krankheiten und auch die Augenexstirpation die Freßbereitschaft sehr stark. Aale reagierten schon auf leichte Erschütterungen mit Freßweigerung, beim Zwergwels konnten sogar nach ein- und mehrtägigen Freßpausen, d. h. in starkem Hungerzustand, thigmotaktische Reize (Berührung mit der Beckenwand oder Wohnröhre) über den Futterreiz dominieren. Auch ein vorangegangener Wasserwechsel konnte die Futternahme verhindern.

Sehr unterschiedlich sind auch die Reaktionen, die nach Ausbildung einer Licht-Futter-Assoziation auf Belichtung erfolgen (= Futterreaktionen). Sie sind bei einigen Fischarten wenig spezifisch und entsprechend nur mit Schwierigkeiten als Futterreaktionen zu erkennen. Eine spezifische Reaktion, z. B. Schnappen, kann — auch wenn sie mit geringer Intensität erfolgt — gut identifiziert werden. Dagegen ist ein weniger spezifisches Verhalten, z. B. Suchbewegungen, oft nur dadurch als Reaktion erkennbar, daß es auf den Dressurreiz hin mit einer sonst nie zu beobachtenden Heftigkeit auftritt. Bei geringer Reaktionsintensität wird es nicht als Reaktion erkannt werden. Daher sind die Unterschiede in den Lernkurven (Abb. 1—5) wohl zum großen Teil auf Unterschiede in der Erkennbarkeit der Reaktionen zurückzuführen. Die verschiedene Erkennbarkeit wiederum läßt sich leicht aus den Unterschieden im normalen Beutefangverhalten der einzelnen Arten ableiten. Die untersuchten Fische lassen sich danach grob in drei Gruppen einteilen: *Oberflächenfische*, *Grundfische* und *Hechtartige*. Einige der in der ersten Gruppe zusammengefaßten Arten sind in ausgewachsenem Zustand keine Oberflächenfische (Gründling, Brachsen, Barsch), doch sind die hier untersuchten Jugendstadien noch als solche zu bezeichnen.

Oberflächenfische. Die meisten dieser Fische prüfen ihre Nahrung mit im Maul gelegenen Geschmacksrezeptoren. Das heißt, sie schnappen nach allen möglichen freßbaren oder nicht freßbaren Brocken, die sie dann — je nach Geschmack — verschlucken oder wieder ausspucken. Es gelingt bei diesem Verhalten leicht, auch durch unspezifische Reize Schnappreaktionen hervorzurufen. So reagierten geblendete Elritzen, Stichlinge und *Hemigrammus* sowie geblendete Jungtiere von Barschen, Regenbogenforellen, Gründlingen und Brachsen (Abb. 1) auf das Dressurlicht mit sehr heftigen Such- und Schnappbewegungen, die der normalen

Freßreaktion der Tiere entsprechen und sehr leicht zu erkennen waren. Die Zahl der positiven Reaktionen nahm vom Beginn der Dressuren stetig zu und blieb im allgemeinen auf dem einmal erreichten Maximum.

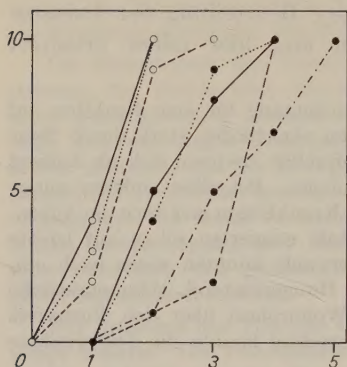


Abb. 1. Lernkurven je eines Vertreters der als Oberflächenfische zusammengefaßten Arten. Abszisse: Zahl der Dressurversuche in fortlaufenden Zehnergruppen, mit der ersten Futteraufnahme beginnend. Ordinate: Zahl der zu jeder Zehnergruppe gehörenden positiven Reaktionen auf Belichtung. ○—○ Regenbogenforelle; ○.....○ Stichling; ○—○ Hemigrammus; ●—● Elritze; ●.....● Gründling; ●—● Brachsen; ●-.-● Barsch

Der Übergang vom Schwimmen zur Futterreaktion erfolgte bei gut dressierten Fischen abrupt, und die Reaktionszeiten konnten genau gemessen werden (s. Tabelle 2).

Grundfische. Bei vielen Grundfischen löst nur Kontakt der Beute mit Geschmacksrezeptoren der Körperoberfläche (Barteln) Schnappreaktionen aus. Es ist verständlich, daß es nur schwer gelingt, bei Tieren dieses Fangverhaltens allein mit dem Signalreiz Futterreaktionen mit Schnappbewegungen auszulösen. So bewirkte die Belichtung bei dressierten Rutten, Bartgrundeln, Sterlets (Abb. 2) und Zwergwelsen (Abb. 3) im allgemeinen nur Suchbewegungen verschiedener Intensität, und es war mit-

unter sehr schwierig, die Futterreaktionen als solche zu identifizieren. Um die Reaktionen besser von den spontanen Suchbewegungen zu unterscheiden, wurden die Tiere daran gewöhnt, das Futter in der Mitte des Beckengrundes zu nehmen. So konnte die Ortsstetigkeit der Reaktion als zusätzliches Kriterium verwertet werden. Die Lernkurven zeigen ein starkes Auf und Ab, und es sind viel mehr Dressurfütterungen nötig, bis der maximale Dressurerfolg eindeutig erkennbar ist.

Die großen Schwankungen in der Lernkurve von *Acipenser* sind auf krankhafte Störungen im Schwimmverhalten zurückzuführen: Der Fisch wurde immer wieder zur Wasseroberfläche getrieben, und es gelang ihm nur schwer oder überhaupt nicht, den Beckengrund zu erreichen, um zu fressen. Diese Störungen vergingen, wenn sie nicht sehr heftig waren, im Verlauf eines Tages, dauerten jedoch manchmal über mehrere Tage an.

Abb. 3, die Lernkurve eines Zwergwelses, veranschaulicht die besonders große Empfindlichkeit dieses Fisches gegenüber allen möglichen Störungen. Das Minimum bei der 140sten Fütterung kann vielleicht mit einem — allerdings minimalen — Ichthyophthiriusbefall erklärt werden. Die übrigen Schwankungen gehen auf unbekannte Ursachen zurück.

Nach langer Dressurzeit wird auch bei den Grundfischen die Licht-Futter-Assoziation so stark, daß die Wirkung eines Lichtreizes der

eines chemischen Kontaktreizes entspricht. So zeigte der in Abb. 3 beschriebene Zwergwels zunächst bei Belichtung nur relativ langsame Suchbewegungen am Beckengrund, oder er ließ sich — je nach Stimulungslage — überhaupt nicht von dem Lichtreiz beeindrucken. Nach

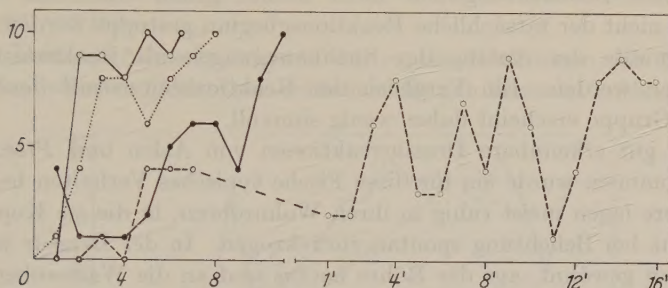


Abb. 2. Lernkurven verschiedener Grundfische. Abszisse: Zahl der Dressurversuche in fortlaufender Zehnergruppen, mit der ersten Futternahme beginnend. Ordinate: Zahl der zu jeder Zehnergruppe gehörenden positiven Reaktionen auf Belichtung. ○—○ Koppe; ○····○ Bartgrundel; ○---○ Acipenser; ●—● Aalrutte. Die grob gestrichelte Linie bedeutet eine Unterbrechung der Protokollführung von einigen Monaten. Während dieser Zeit änderten sich die Dressurergebnisse nicht wesentlich und wurden nicht im einzelnen registriert

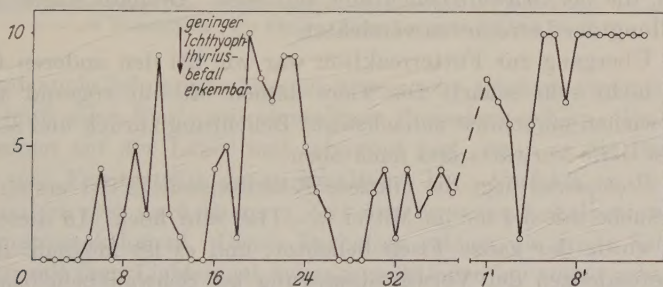


Abb. 3. Lernkurve eines Zwergwels. Abszisse: Zahl der Dressurversuche in fortlaufenden Zehnergruppen, mit der ersten Futternahme beginnend. Ordinate: Zahl der zu jeder Zehnergruppe gehörenden positiven Reaktionen auf Belichtung. Im übrigen siehe Legende zu Abb. 2, S. 63

etwa einjähriger Dressurzeit schwamm der Fisch vor dem Versuch häufig dicht an der Wasseroberfläche, die Barteln in Trapezstellung. Jetzt bewirkte ein Lichtreiz schnelles Zu-Boden-Gehen, gefolgt von heftigen Such- und Schnappbewegungen. Diese Reaktion war genau so leicht zu erkennen wie die Reaktionen der ersten Fischgruppe!

Auch Sterlets, Quappen und Bartgrundeln zeigten manchmal Schnappreaktionen, doch nur selten und nie mit der Intensität der erstgenannten Oberflächenfische.

Der Übergang vom normalen Schwimmen oder der Ruhelage zur Futterreaktion war bei den bisher genannten Grundfischen nicht scharf.

Als erstes Anzeichen einer Reaktion trat häufig (z.B. bei der Bartgrundel) eine Beschleunigung der Kiemendeckelbewegungen auf, nachdem die Bewegungen unmittelbar nach der Belichtung ein oder zwei Schläge lang ausgesetzt hatten. Da die Atembewegungen bei dem schwachen Beobachtungslicht nicht immer genau erkennbar waren, konnte nicht der tatsächliche Reaktionsbeginn gestoppt werden. Vielmehr mußte der Anfang der Suchbewegungen als Reaktionsbeginn gemessen werden. Ein Vergleich der Reaktionszeiten mit denen der ersten Gruppe erscheint daher wenig sinnvoll.

Um gut erkennbare Dressurreaktionen von Aalen und *Protopterus* zu bekommen, wurde ein für diese Fische typisches Verhalten benutzt: Die Tiere lagen meist ruhig in ihren Wohnröhren, in die sie Kopf oder Schwanz bei Belichtung spontan zurückzogen. In der Dressur wurden sie daran gewöhnt, aus der Röhre heraus und an die Wasseroberfläche zu kommen — eine Bewegung, die ihrer Spontanreaktion gegenüber Licht, nämlich den Schutz der Röhre aufzusuchen, entgegengesetzt war. Gut dressierte Aale kamen bis über die Wasseroberfläche heraus und schnappten laut hörbar ins Leere. Die Dressurreaktionen waren während der Lernzeit nicht immer von gleichgerichteten Spontanreaktionen zu trennen, die bei Schwanzbelichtung auftreten. Deshalb wurde auf die Darstellung der Lernkurven verzichtet.

Der Übergang zur Futterreaktion war wie bei den anderen Grundfischen nicht sehr scharf: Die Tiere kamen oft nur zögernd aus der Röhre, wichen manchmal zunächst auf Belichtung zurück und schwammen erst dann vorwärts und nach oben.

Bei *Protopterus* liegt die mittlere Reaktionszeit in der ersten Phase der Versuche mit 5,4 sec im Mittel ($n=112$) sehr hoch. In diesen Versuchen wurde der ganze Fisch belichtet, und es ist möglich, daß die Spontan Tendenzen der Vorwärtsbewegung bei Schwanzbelichtung und der Rückwärtsbewegung bei Kopfbelichtung sich aufheben. Das würde eine Phase der Bewegungslosigkeit ergeben, die der Futterreaktion vorausginge und die Ursache für die lange Reaktionszeit sein könnte. In späteren Versuchen wurde stets der Kopf des Lungenfisches belichtet: Es erfolgte eine kurze Rückwärtsbewegung, deren Beginn gut meßbar war, und danach eine Futterreaktion. Da die so gemessenen Werte besser dem eigentlichen Reaktionsbeginn entsprechen, wurden sie in Tabelle 1 als Reaktionszeiten angegeben.

Ein von den anderen hier untersuchten Grundfischen abweichendes Verhalten zeigen die Koppen (Abb. 2). Es gibt bei ihnen keinen durch chemischen Kontakt ausgelösten Schnappreflex, vielmehr scheinen sie die Beute — ähnlich den Hechten und Hundsfischen — mit Augen und Ferntastsinn zu lokalisieren, ehe sie schnappen. Die häufigste Reaktion geblendeter Koppen auf Belichtung war ein Heben des Kopfes

und anschließendes Vorwärts-„Hüpfen“, ein Verhalten, das auch ungeblendete Koppen zeigten, wenn Futter ins Becken geworfen wurde. Nach längerer Dressurzeit traten manchmal auch kreisende, ruckartige Suchbewegungen am Beckengrund auf.

Die Reaktionszeiten konnten bei diesen Reaktionen relativ genau gemessen werden.

Hechtartige. Am schwierigsten war es, die Reaktionen von Hechten und Hundsfischen (Abb. 4) zu erkennen: Es gab keinerlei Suchbewegun-

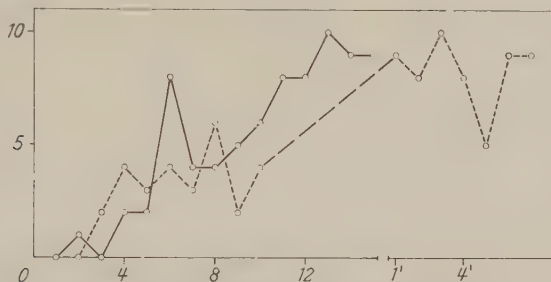


Abb. 4. Lernkurven von Hecht und Hundsfisch. Abszisse: Zahl der Dressurversuche in fortlaufenden Zehnergruppen, mit der ersten Futternahme beginnend. Ordinate: Zahl der zu jeder Zehnergruppe gehörenden positiven Reaktionen auf Belichtung. ○—○ Hecht; ○—○—○ Hundsfisch. Im übrigen siehe Legende zu Abb. 2, S. 63

gen, und auch Schnappreaktionen waren sehr sparsam vertreten. Ein Hecht muß seine Beute mit einmaligem Zupacken sichern. Er liegt im allgemeinen auf der Lauer und schnappt erst, wenn er die Beute mit Augen und Ferntastsinn genau lokalisiert hat. Verfehlt er die Beute, so kommt es erst nach längerer Zeit und erneuter Lokalisation wieder zu Schnappreaktionen¹. Dieses Verhalten erklärt die große Schwierigkeit, nur mit dem Lichtsignal Schnappreaktionen bei einem geblendeten Hecht hervorzurufen. Indizien für eine Alarmierung wie Aufstellen der Rückenflosse, Brustflossenbewegungen, Abspreizen der Kiemendeckel, waren bei schwachem Beobachtungslicht nicht immer genau erkennbar. Nach längerer Dressurzeit stellte sich außer gelegentlichen Schnappbewegungen auf Belichtung eine geringe aber deutliche Rückwärtsbewegung ein, die als Dressurreaktion gut zu erkennen war.

Auch Hundsfische schnappen erst nach genauer Lokalisation der Beute. Die Futterreaktion der Hundsfische bestand meist in einem Seitwärtswenden oder Aufrichten des Kopfes.

Die Reaktionszeiten geben wahrscheinlich auch bei den Hechtartigen nur eine sehr späte Phase der Reaktion wieder und nicht den eigentlichen Reaktionsbeginn, der bei beiden Fischarten schlecht erkennbar

¹ Eigene Beobachtungen an einem ungeblendeten in einem großen Aquarium gehaltenen Hecht.

war. Dies ist bei einem eventuellen Vergleich mit den Reaktionszeiten der anderen Fischarten zu berücksichtigen.

Ähnlich schwer zu beurteilende Reaktionen wie Hechte und Hundsfische zeigte *Polypterus* (Abb. 5): Neben sehr seltenen Schnappreaktionen konnten bei Belichtung Kopfhoben, Nach-oben-Schwimmen oder Schwimmbewegungen nach vorheriger Ruhelage beobachtet werden. Die Reaktionen traten jedoch sehr sporadisch auf, und die Mehrzahl der Versuche brachte keine oder unklare Reaktionen. Nach einer acht-

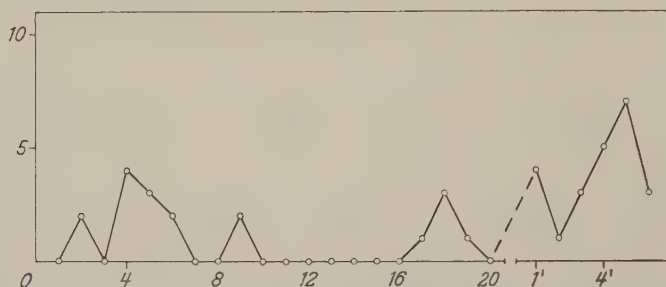


Abb. 5. Lernkurve eines Flösselhechtes. Abszisse: Zahl der Dressurversuche in fortlaufenden Zehnergruppen, mit der ersten Futternahme beginnend. Ordinate: Zahl der zu jeder Zehnergruppe gehörenden positiven Reaktionen auf Belichtung. Im übrigen siehe Legende zu Abb. 2, S. 63

monatigen Dressurzeit zeigte der Flösselhecht zum ersten Mal mehrere aufeinanderfolgende, eindeutig positive Reaktionen. Er verletzte sich dann und ging wenige Tage darauf ein. So konnte die Lichtempfindlichkeit nicht mit derselben Sicherheit wie für die übrigen Fische nachgewiesen werden, doch ist sie in hohem Grade wahrscheinlich.

Ergebnisse

Für alle in Tabelle 1 genannten Arten außer *Polypterus* konnte eindeutig nachgewiesen werden, daß die Tiere auch ohne Augen zur Wahrnehmung von Licht befähigt sind.

In Tabelle 2 sind die Reaktionszeiten der untersuchten Arten zusammengestellt. Mit ihren meist geringen Streuungen stellen sie einen zusätzlichen Beweis für den Dressurerfolg dar. Daß aus den Unterschieden der Reaktionszeiten nicht auf entsprechende Unterschiede der Lichtempfindlichkeit geschlossen werden darf, wurde bei der Beschreibung der Dressuren begründet.

Der Nachweis einer augenunabhängigen Lichtempfindlichkeit bei Vertretern aus so verschiedenen systematischen Ordnungen läßt vermuten, daß diese Art der Lichtwahrnehmung innerhalb der Fische weit verbreitet und stammesgeschichtlich (*Acipenser*, *Protopterus*) alt ist.

Tabelle 1. *Nachweis der Lichtempfindlichkeit geblendeter Fische*
(systematische Stellung der untersuchten Arten nach GRASSÉ¹)

Unter- klasse	Ordnung	Unter- ordnung	Familie	Art	Zahl	Nach- weis
Actino- ptery- gii	Acipenseri- formes		Acipenseri- dae	<i>Acipenser ruthenus</i> L.	2	+
	Clupeifor- mes	Salmonoi- dei	Salmonidae	<i>Salmo irideus</i> W. GIBB.	20	+
			Esocidae	<i>Esox lucius</i> L.	3	+
		Esocoidei	Umbridae	<i>Umbra pygmaea</i> DE KAY	3	+
	Cyprinifor- mes	Characeidei	Characidae	<i>Hemigrammus caudovittatus</i> AHL	2	+
		Cyprinoidei	Cyprinidae	<i>Phoxinus phoxinus</i> L.	20	+
				<i>Abramis brama</i> L.	1	+
				<i>Gobio gobio</i> L.	2	+
			Cobitidae	<i>Nemachilus bar- batulus</i> L.	4	+
		Siluroidei	Amiuridae	<i>Amiurus nebu- losus</i> LE SUEUR	3	+
	Anguilli- formes	Anguilloidei	Anguillidae	<i>Anguilla angu- illa</i> L.	24	+
	Gasterostei- formes		Gastero- steidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.	6	+
	Cyprinodon- tiformes		Poeciliidae	<i>Lebistes reticu- latus</i> PETERS ²	2	+
	Gadiformes		Gadidae	<i>Lota lota</i> L.	3	+
	Perciformes	Percoidei	Percidae	<i>Perca fluvia- tilis</i> L.	5	+
		Cottoidei	Cottidae	<i>Cottus gobio</i> L.	4	+
Brachio- pterygii	Polypteri- formes		Polypteridae	<i>Polypterus pal- mas</i> AYRES	1	+(?)
Dipneu- sti	Ceratodi- formes		Protopteri- dae	<i>Protopterus dolloi</i> BOULENGER	1	+

¹ Herrn Dr. F. TEROFAL, Zoologische Staatssammlung München, danke ich für das Bestimmen der ausländischen Fische.

² Für *Lebistes* liegen keine Dressurversuche vor. Der Nachweis der Lichtempfindlichkeit beruht auf der Beobachtung von Reaktionen frisch geblendeter Tiere auf Belichtung.

Tabelle 2. *Mittlere Reaktionszeiten (sec) auf Licht dressierter, geblendeter Fische*

	Art	Mittelwert (sec)	Zahl der Messungen
Oberflächen fische	<i>Phoxinus phox.</i> . .	$0,9 \pm 0,05$	67
	<i>Salmo irideus</i> . . .	$1,4 \pm 0,01$	176
	<i>Hemigrammus caud.</i>	$1,9 \pm 0,11$	81
	<i>Abramis brama</i> . .	$1,4 \pm 0,3$	5
	<i>Gobio gobio</i>	$1,0 \pm 0,08$	47
	<i>Gasterosteus ac.</i> . .	$1,4 \pm 0,2$	12
	<i>Perca fluviatilis</i> . .	$1,4 \pm 0,08$	76
Grundfische	<i>Acipenser ruth.</i> . .	$4,1 \pm 0,8$	7
	<i>Nemachilus barb.</i> .	$3,5 \pm 0,4$	54
	<i>Amiurus nebulosus</i>	$2,9 \pm 0,12$	129
	<i>Lota lota</i>	$3,2 \pm 0,29$	58
	<i>Cottus gobio</i>	$2,5 \pm 0,19$	20
	<i>Anguilla anguilla</i>	$3,3 \pm 0,19$	71
	<i>Protopterus dolloi</i> .	$2,6 \pm 0,36$	47
Hechtartige	<i>Umbra pygmaea</i> . .	$4,7 \pm 0,7$	32

3. Versuche zur Lokalisation der Lichtempfindlichkeit

a) Dressurreaktionen bei lokaler Belichtung

In den bisher geschilderten Versuchen wurde stets das ganze Tier belichtet, um Futterreaktionen hervorzurufen. Die folgende Tabelle (Tabelle 3) zeigt dagegen Ergebnisse aus Versuchen, in denen mit einem feinen Lichtbündel (1—2 mm $\varnothing$) verschiedene Körperregionen zweier gut dressierter Zwergwelse bestrahlt wurden. Den Bewegungen der Fische wurde dabei mit der Lampe gefolgt.

Tabelle 3

Licht-Futter-Reaktionen von Zwergwelsen bei Belichtung verschiedener Körperregionen

Belichtung	Zahl der Versuche	Reagiert	Reagiert nicht	Unklar
Pinealgebiet . .	42	41	1	—
Rumpfbereich .	24	2	21	1
Schwanzbereich	24	—	23	1

Die „Sauberkeit“ solcher Lokalisationsversuche wird beträchtlich durch Streulicht und Reflexion gestört. Hierbei spielt einmal die Reflexion der Wasseroberfläche eine Rolle, zum andern — und zwar in stärkerem Maße — das vom Beckengrund reflektierte Licht. Wohl gelingt es mit einiger Übung den Bewegungen der Fische mit dem Lichtstrahl ziemlich genau zu folgen, und der breite Körper des Zwergwelses bietet eine gute Zielscheibe. Doch kommt es hin und wieder vor, daß bei einer unerwarteten Seitwärtswendung des Tieres der Lichtstrahl einen Augenblick lang neben den Fisch auf den Beckengrund trifft, was eine für den Beobachter deutlich sichtbare Erhellung des ganzen

Beckens zur Folge hat. In den in Tabelle 3 beschriebenen Versuchen wurde die Helligkeit des Lichtstrahls so weit reduziert, wie es — ohne die Deutlichkeit der Reaktionen bei Kopfbelichtung zu vermindern — möglich war. Daß das vom Beckengrund reflektierte Licht trotzdem noch überschwellig sein kann, zeigt ein Versuch, in dem ein Wels mit dem Lichtstrahl umkreist wurde, ohne daß dieser den Fisch traf: Der Wels reagierte nach etwa $\frac{1}{2}$ min mit Futtersuchen. Diese Reaktionszeit liegt weit über der durchschnittlichen Reaktionszeit von Zwergwelsen, die in den vorangegangenen Versuchen bestimmt wurde (Tabelle 2). Auch die Reaktionszeit einer der beiden in Tabelle 3 aufgeführten Reaktionen bei Rumpfbelichtung liegt mit 37 sec schon außerhalb des Wahrscheinlichkeitsbereiches für das Auftreten einer Dressurreaktion nach Belichtung. (Für die zweite Reaktion bei Rumpfbelichtung wurde keine Zeit gemessen.) Die Reaktionszeiten für Kopfbelichtung passen mit 6,4 sec im Mittel ($n=7$) weit besser zu den bei voller Belichtung gemessenen Werten (s. Tabelle 2). Entsprechende Versuche an zwei gut dressierten Regenbogenforellen ergaben bei fünf Belichtungen keine Futterreaktionen beim Abtasten des Schwanz- und Rumpfbereiches, dagegen immer eindeutige Reaktionen bei Belichtung der Pinealregion. Bei Belichtung der Schwanzregion schien ein Tier in einem Falle die Schwimmbewegungen zu beschleunigen.

Zwei Beobachtungen an einer dressierten Bartgrundel und je eine Beobachtung an einem Stichling und einem Hecht zeigen ähnliche Ergebnisse: Eindeutige Reaktionen bei Kopfbelichtung, keine Reaktion bei Schwanz- und Rumpfbelichtung. Ebenso konnten bei Koppen, *Hemigrammus* und Quappen mit Punkt-Belichtung nur der Pinealregion eindeutige Reaktionen ausgelöst werden.

In den lokalen Belichtungsversuchen an Aalen und *Protopterus* (Versuche an 10 Aalen mit insgesamt über 100 Versuchen) war der Dressurerfolg weniger leicht zu beurteilen. Die Fische zeigten eindeutige Futterreaktionen bei Kopfbelichtung und deutliche Vorwärtsbewegung bei Schwanzbelichtung. Da die auf Schwanzbelichtung erfolgende Bewegung mit der der Futterreaktionen gleichgerichtet ist, ließ sich oft nicht entscheiden, ob es sich um schwach ausgeprägte Futterreaktionen oder nur um eine Phobotaxis handelte. Bei einigen der gut dressierten Aale jedoch ergab Schwanzbelichtung eindeutig *keine* Futterreaktionen, während Kopfbelichtung sofort mit der Dressurreaktion beantwortet wurde. Ein Aal schließlich zeigte auch bei Schwanzbelichtung eindeutige Futterreaktionen.

b) Spontane Reaktionen bei lokaler Belichtung

Bei Aalen und *Protopterus*, die meist ruhig in ihren Wohnröhren lagen und nur geringe Schwimmmaktivität zeigten, ließen sich auf

Belichtung erfolgende, spontane Bewegungsreaktionen relativ gut beobachten. So wurden im folgenden alle Bewegungsreaktionen ausgewertet, die auf Licht (Belichtungsversuche) oder bei Beobachtung ohne Licht (Kontrollen) erfolgten.

Protopterus. In Tabelle 4 sind die Bewegungsreaktionen eines Lungenfisches bei Belichtung verschiedener Körperregionen zusammengestellt. Obwohl der Fisch vor Beginn dieser Versuche dressiert worden war, zeigte er noch genau so deutliche Spontanreaktionen wie vor dem Dressurbeginn. Nur in hungrigem Zustand erfolgte — im allgemeinen nach der phototaktischen Spontanreaktion — eine Licht-Futter-Reaktion.

Die für diese Versuche verwandten Lichtflecke hatten folgende Durchmesser:

Versuchslampe ohne Blende (o. Bl.)	20 mm $\varnothing$
Versuchslampe mit Blende I (Bl. I)	5—6 mm $\varnothing$
Versuchslampe mit Blende II (Bl. II)	2—2,5 mm $\varnothing$
Versuchslampe mit Blende III (Bl. III)	1—2 mm $\varnothing$

Auf Belichtung von Kopf oder Schwanz ohne Blende (20 mm $\varnothing$) erfolgten fast stets gerichtete Reaktionen: Vorwärtsbewegung bei Schwanzbelichtung, Rückwärtsbewegung bei Kopfbelichtung. Auch bei Versuchen, in denen neben Kopf oder Schwanz ins Becken geleuchtet wurde, war die Reizwirkung des Lichtes meist groß genug, um gerichtete Reaktionen hervorzurufen. Dagegen waren die bei Belichtung der Rumpfmittle auftretenden Reaktionen wenig deutlich: Der Lungenfisch wurde etwas „unruhig“, veränderte die Lage der Flossen, krümmte oder streckte sich innerhalb der Röhre oder bewegte sich um wenige Millimeter vor oder zurück. Da diese Reaktionen — wie die Versuche 3 und 4 zeigen — auch auf die Lichtempfindlichkeit der Kopf- und Schwanzregion zurückgehen könnten, wurden mit kleineren Lichtbündeln weitere Lokalisationsversuche ausgeführt.

Im Gegensatz zu den bei großem Lichtfleck auftretenden schnellen und deutlichen Reaktionen riefen diese Belichtungen in allen Regionen mit Ausnahme des Kopfes nur einzelne, geringe Bewegungen hervor, die auch bei länger andauerndem Lichtreiz (1—2 min) nicht stärker wurden. Bei Belichtung des Kopfes, und zwar besonders wenn versucht wurde, die Pinealregion zu treffen, traten deutliche Rückwärtsreaktionen auf, die dem bei Belichtung mit großem Lichtfleck beobachteten Verhalten entsprachen.

Aus den Ergebnissen der lokalen Belichtungsversuche an *Protopterus* (Tabelle 4) geht hervor, daß die beiden Körperpole, Kopf und Schwanz, stark lichtempfindlich sind (Versuche 1 und 2). Die relativ niedrigen Reaktionszahlen in Versuch 3 (starkes Streulicht im Kopfbereich) gegenüber hohen Werten in Versuch 4 (starkes Streulicht im Schwanzbereich) lassen vermuten, daß die Lichtempfindlichkeit im Schwanzbereich diffus

Tabelle 4. *Bewegungsreaktionen eines geblendeten Lungenfisches bei lokaler Belichtung verschiedener Körperregionen¹*

Ver- such Nr.	Belichtung	Körperregion	Zahl der Ver- suche	Reaktionen			Anteil + Re- aktion in %	Mitt- lere R-Z (sec)
				+	—	?		
1	o. Bl.	Kopf	85	84	—	1	99	3,6
2	o. Bl.	Schwanz	24	24	—	—	100	6,4
3	o. Bl.	neben Kopf ins Becken	10	4	6	—	40	
4	o. Bl.	neben Schwanz ins Becken . .	18	14	4	—	78	
5	Bl. I	Kopf	16	15	—	1	94	
6	Bl. I	Schwanz	28	19	9	—	68	
7	Bl. II und III	Kopf	66	53	13	—	80	
8	Bl. II und III	Schwanz	20	5	14	1	25	
9	Bl. II und III	Schnauze	6	4	2	—	67	
10	Bl. II	Pinealregion . .	24	21	3	—	88	
11	Bl. II	Mittelhirnregion	15	5	9	1	33	
12	Bl. II	mittlerer Rumpf- bereich	62	19	42	1	31	
Kontrollen ohne Licht			147	24	123	—	16	

¹ Die Versuche erstrecken sich über einen Zeitraum von 6 Monaten.

verteilt ist. Wenn diese Annahme zutrifft, muß die Zahl der Reaktionen im Schwanzbereich beim Belichten mit kleineren Lichtflecken stark abnehmen, die Zahl der Reaktionen im Kopfbereich dagegen annähernd konstant bleiben. Daß dies wirklich der Fall ist, zeigen die Versuche 5—8. Die Versuche 9, 10, 11 sollen eine genauere Lokalisation der Lichtempfindlichkeit im Bereich des Kopfes ermöglichen. Durch die dicke Schädeldecke sind weder der Scheitelfleck noch die Hirnabgrenzungen zu erkennen. Jedoch brachte Belichtung der mutmaßlichen Pinealregion (Mittelachse des Kopfes, etwa in Augenhöhe, Versuch 10) die zahlreichsten Reaktionen. Auch bei Belichtung des vorderen Kopfrandes (Versuch 9) reagierte der Lungenfisch relativ häufig. Vermutlich liegt der distale Teil des Pinealorgans, der mit seiner langgestielten Blase direkt dem Schädeldach anliegt (STUDNICKA 1905) noch im Bereich des gestreuten und reflektierten Lichtes. Im hinteren Kopfbereich (Versuch 11) sowie im mittleren Rumpfbereich (Versuch 12) scheint ebenfalls eine — wenn auch geringe — Lichtempfindlichkeit vorhanden zu sein.

Die hier beschriebenen Versuche beweisen, daß alle mit lokaler Belichtung geprüften Körperabschnitte des Lungenfisches lichtempfindlich sind. Die Reaktionshäufigkeiten sind in den einzelnen Körperabschnitten verschieden. Doch darf die relative Zahl der Reaktionen nicht ohne weiteres als ein Maß der in den verschiedenen Regionen gegebenen relativen Lichtempfindlichkeit gewertet werden, denn es könnte sein, daß nicht nur die Stärke der Wahrnehmung, sondern auch der Reiz-Ort selbst die Häufigkeit der Reaktionen bestimmt.

Anguilla. Die entsprechenden Versuche an Aalen erwiesen sich als etwas schwieriger, da die Tiere — im Gegensatz zum Lungenfisch — oft unruhig waren und sich lebhaft bewegten. Daß auch die Aale die Belichtungen in der Mehrzahl der Fälle mit gerichteten Reaktionen beantworteten, erleichterte die Beobachtungen. Die Versuche wurden an mehr als 20 Tieren durchgeführt; unter ihnen waren immer einige, die sich in einem für Versuche günstigen Zustand befanden¹.

Die Belichtungsversuche an Aalen brachten prinzipiell gleiche Ergebnisse wie beim Lungenfisch: Auf Kopfbelichtung reagierten die Tiere im allgemeinen mit Zurückweichen, seltener mit einer Art „Angriffsreaktion“, die in einem Kopfheben und gleichzeitigem Spreizen der Kiefer bestand. Auf Belichtung des Schwanzes erfolgte eine Vorwärtsreaktion oder — seltener — nur starkes Schwänzeln. Dabei reagierten einige Aale häufiger und schneller auf Schwanzbelichtung als auf Kopfbelichtung. Die deutlichsten Bewegungsreaktionen wurden durch Belichten des hintersten Schwanzabschnittes (ca. 2—3 cm bei ca. 20—22 cm Gesamtlänge) hervorgerufen; die Abnahme der Reaktionshäufigkeiten beim Übergang von großen zu kleineren Lichtflecken war nicht so deutlich wie beim Lungenfisch. Beim Belichten der Rumpfregeion zeigten auch fast alle Aale wenig deutliche und ungerichtete Reaktionen. Nur einer der Fische beantwortete Belichtung des Rumpfes wiederholt mit der gleichen, spezifischen Reaktion, nämlich einer deutlichen Drehung um die Längsachse. Eine genauere Lokalisation der Lichtempfindlichkeit des Kopfes (s. *Protopterus*, Tabelle 4) erschien bei den Aalen wegen der Kleinheit der Köpfe nicht durchführbar.

Während für die bei allen untersuchten Arten nachgewiesene Lichtempfindlichkeit des Kopfes das Epiphysen-Zwischenhirngebiet als wahrscheinlicher Rezeptionsort anzunehmen ist (VON FRISCH 1911, SCHARER 1928, KÄHLING 1961) bleibt die Frage nach dem Rezeptionsort der bei *Protopterus* und den Aalen nachgewiesenen Lichtempfindlichkeit im Rumpf- und Schwanzbereich offen.

Als Antwort auf diese Frage bieten sich nach unseren bisherigen Kenntnissen zunächst zwei Hypothesen an: 1. die Rezeptoren sind in der Haut verteilt = allgemeiner Hautlichtsinn; 2. die Rezeptoren liegen im Rückenmark = zentralnervöser Lichtsinn.

YOUNG, der 1935 die Lichtempfindlichkeit der Neunaugen untersuchte, kam zu ähnlichen Ergebnissen, wie sie hier für Aale und Lungenfisch geschildert wurden. Die weiteren Experimente YOUNGS zur Klärung

¹ Die Unterschiede in den Belichtungsreaktionen einzelner Tiere waren beträchtlich. Während die Fische der ersten Sendung aus Hamburg alle auch auf die schwachen Reize von kleinen Lichtflecken reagierten, sprachen einige der im nächsten Jahr bezogenen Aale zunächst nur auf sehr starke Lichtreize an. In diesen Fällen wurde einige Male Licht mit einem leichten Strafreiz (Pinzetten-schlag) kombiniert, um die Wirksamkeit der Lichtreize zu erhöhen.

der Frage, ob es sich um einen Hautlichtsinn oder einen zentralnervösen Lichtsinn handele, sprachen für die erste Hypothese, doch beschreibt er gleichzeitig eine Beobachtung, die andererseits für eine Lichtempfindlichkeit des ZNS spricht: Nach Durchtrennung des Seitenliniennerven fiel bei den Neunaugen die Lichtempfindlichkeit im Schwanzbereich aus¹; jedoch beobachtete YOUNG an der dicht hinter dem Kopf gelegenen Operationswunde — der Seitenliniennerv der Neunaugen liegt im Gegensatz zu dem der Fische sehr tief — deutliche Reaktionen auf Belichtung. Es handelte sich hier um eine Region, in der er sonst keine Belichtungsreaktionen auslösen konnte. YOUNG schloß aus dieser Beobachtung, daß möglicherweise Rezeptoren des Zentralnervensystems, die normalerweise durch die umgebende Muskulatur und die darüberliegende Haut vom Lichteinfall geschützt sind, an der Reaktion beteiligt seien.

Um herauszufinden, ob die Rezeptoren, die die Reaktionen auf Schwanz- und Rumpfbelichtung bei Aalen vermitteln, in der Haut lokalisiert sind, führte ich weitere Versuche durch²:

1. Bei insgesamt 10 Aalen wurden die Seitenliniennerven dicht hinter dem Kopf durchtrennt. Die so behandelten Tiere reagierten auf Schwanzbelichtung, und ihre Reaktionen unterschieden sich in keiner Weise von den vor dem Eingriff beobachteten Reaktionen.

2. Ein Aal wurde narkotisiert³, der Schwanz wurde nach Abreiben der starken Schleimschicht in ca. 7 cm Länge (von der Schwanzspitze an gemessen) reichlich mit einer 1%igen Prokainlösung bestrichen und der Fisch in ein flach mit Wasser gefülltes Versuchsbecken gesetzt. Nach dem Erwachen aus der Narkose schwamm der Aal unruhig durch das Becken, und es vergingen gut 20 min bis das Tier sich beruhigt hatte. In den darauf folgenden 50 min wurden 11 Belichtungen und 8 Kontrollen (ohne Licht) durchgeführt. Bei den Belichtungen traten in jedem Fall Bewegungsreaktionen auf, bei den Kontrollen nur in der Hälfte der Fälle. Da die Aale nach der mit dem Betäuben der Haut verbundenen Beunruhigung sehr langsam zur Ruhe kommen, überdies die Dauer und Stärke der Prokainwirkung nicht zu beurteilen ist, wurden keine weiteren Betäubungsversuche durchgeführt.

3. Bei 12 Aalen wurde die Haut des Schwanzendes in 3—4 cm Länge (in einem Fall waren es 2 cm) in einem Stück entfernt. Dabei blieben Reste der direkt der Muskulatur anliegenden Lage der Subcutis erhalten. Das hautlose Schwanzstück quillt im Wasser stark auf und erscheint im auffallenden Licht leuchtend weiß.

Das Verhalten der Aale bei Belichtung des hautlosen Schwanzstückes war sehr unterschiedlich: Bei zwei Tieren kam es zu typischen Einziehreaktionen des

¹ In einer späteren Arbeit bestätigte STEVEN (1951), ein Schüler YOUNGS, den Ausfall der Lichtreaktionen nach Lateralisdurchtrennung und wies vom Seitenliniennerven versorgte Sinneszellen in der Epidermis der Neunaugen nach, welche er für Lichtrezeptoren hielt.

² In diesen Versuchen wurden einige der gläsernen Wohnröhren durch solche aus dunklem Gummi ersetzt. Da alle Wohnröhren etwas kürzer als ihre Bewohner waren, schaute meist nur der Kopf oder nur der Schwanz heraus. So wurde die Möglichkeit, durch Streulicht andere als die gewünschten Körperregionen zu reizen, noch mehr eingeschränkt.

³ Als Narkotikum wurde MS 222 verwandt.

Schwanzes, wie sie bei normalen Aalen beobachtet wurden, bei andern Tieren konnten nur verschieden starke Bewegungsreaktionen ausgelöst werden. Die Mehrzahl der Belichtungen rief keine Reaktionen hervor; in solchen Fällen brachte im allgemeinen auch Belichtung des Kopfes keine Reaktionen. Die meisten Reaktionen wurden während der ersten Stunden nach der Operation beobachtet, 1 bis 2 Tage später reagierten viele Tiere auf keinerlei Reize mehr. Diese Phase allgemeiner Reaktionslosigkeit dauerte ein bis mehrere Tage an. Nach 7—14 Tagen fiel das hautlose Schwanzstück ab, und die Aale verhielten sich wieder normal¹.

4. Da die eben geschilderten Operationen die Fische sehr stark schädigen, vor allem die osmotischen Verhältnisse in dem hautlosen Stück ungünstig sind und wahrscheinlich schon nach wenigen Tagen ein Absterben nicht nur der äußeren Gewebe, sondern auch des Rückenmarks zur Folge haben, wurde mit einem Aal ein weiterer, etwas abgeänderter Versuch durchgeführt: Die Haut wurde im letzten Schwanzabschnitt bis auf etwa 2 mm an der äußersten Spitze abgezogen, die sperrigen Flossenstrahlen wurden mit einer Schere gekappt, der Hautschlauch wieder über den Schwanz zurückgezogen und mit je einem Stich an beiden Seiten vernäht. Der so behandelte Aal reagierte am nächsten Tag (ca. 12 Std nach dem Eingriff) anfangs wie vor der Operation. Dann aber trat eine mehrstündige Phase ein, in der weder Kopf- noch Schwanzbelichtung Reaktionen auslöste. In den nächsten Tagen wurden wenige Reaktionen beobachtet, da das Tier häufig zu unruhig war, um mit ihm Versuche durchzuführen. Später wurden wieder Belichtungsreaktionen ausgelöst, die sich nicht von den vor der Operation beobachteten unterschieden.

Die soeben geschilderten Versuche ergaben:

1. Durchtrennung der Seitenliniennerven (Versuch 1) beeinflusste die Reaktionen auf Schwanzbelichtung in keiner Weise.

2. Auch nach Entfernen der Schwanzhaut (Versuche 3 und 4)² konnten bei einigen Tieren noch Belichtungsreaktionen ausgelöst werden.

Nach diesen Ergebnissen scheint die Haut für die Erhaltung der Lichtempfindlichkeit im Schwanzbereich keine Bedeutung zu haben. Ob damit die Hypothese, daß die Lichtrezeptoren nicht in der Haut lokalisiert sind, bewiesen wird, soll im folgenden diskutiert werden.

Da die dunkle Haut der Aale in starkem Maße Licht absorbiert, muß man fordern, daß nach Entfernen der Haut — sofern diese selbst keine Rolle bei der Rezeption der Lichtreize spielt — die bei Belichtung auftretenden Reaktionen stärker sein müssen als zuvor. Daß diese Forderung in den Versuchen (Versuche 3 und 4) nicht erfüllt wurde, kann auf die starke Schädigung der Tiere durch die Operation zurückzuführen sein. Für diese Annahme spricht die allgemeine Reaktionslosigkeit der Fische in den Tagen nach der Operation. Die Aale reagierten in diesem Zustand auch nicht auf Erschütterungsreize, für die sie im Normalzustand besonders empfindlich waren. Die starken Operationschäden stellen also einen methodischen Fehler dar, der die Klarheit

¹ Drei der operierten Aale starben innerhalb von 3—7 Tagen nach Entfernen der Schwanzhaut.

² Auf den Betäubungsversuch (Versuch 2) soll nicht weiter eingegangen werden, da er nur einen Beweis für die Unbrauchbarkeit solcher Versuche darstellt!

der Ergebnisse erheblich beeinträchtigt. Auch in Versuch 4, in dem versucht wurde, diesen Fehler zu reduzieren, trat eine Phase der Reaktionslosigkeit ein; bei den später registrierten Reaktionen kann nicht beurteilt werden, wieweit die Haut wieder angewachsen und für die Lichtperzeption wichtige Strukturen regeneriert waren.

Trotz der schweren Operationsschäden (Versuch 3) wurden bei einigen Aalen deutliche Reaktionen beobachtet. Bei einem Aal — hier waren nur 2 cm Schwanzhaut entfernt worden — entsprachen die Reaktionen sogar an Schnelligkeit und Heftigkeit den vor der Operation beobachteten. Bei der Beurteilung dieser Reaktionen muß ein Einwand genauer untersucht werden: Können die Reaktionen durch auf gesunde Hautpartien fallendes Streulicht ausgelöst worden sein? Für die Versuche (Versuch 3 und 4) wurden kleine Lichtflecke benutzt, die Intensität wurde somit reduziert, wie es möglich war, ohne die Deutlichkeit der Reaktionen im empfindlichsten Schwanzbereich zu beeinträchtigen (Versuche an normalen Aalen). Doch muß berücksichtigt werden, daß an der weißen, hautlosen Schwanzmuskulatur sehr viel mehr Licht reflektiert und gestreut wird als auf der dunklen Haut. Auch im Fischkörper selbst ist der Anteil gestreuten Lichtes größer. Nun reagierten zwei Aale mehrmals deutlich, als nur das hautlose Schwanzende aus der schwarzen Gummiröhre hervorschaute. Diese Reaktionen lassen sich schwer auf den Einfluß von Streulicht zurückführen, es sei denn, die gesunde Haut wäre seit der Operation hypersensibel gegenüber Lichtreizen. Belichtungsversuche an vor den Operationsstellen gelegenen, gesunden Hautpartien gaben aber keine Hinweise in dieser Richtung.

Nach diesen Überlegungen kann festgestellt werden: Obwohl nicht alle Tiere eindeutig auf Belichtung des hautlosen Schwanzendes reagierten, machen es die beobachteten Reaktionen wahrscheinlich, daß die Rezeptoren entweder gar nicht in Epidermis und Corium oder aber nicht ausschließlich dort lokalisiert sind.

In der Literatur finden sich außer verschiedenen Angaben über — nicht genauer untersuchten — Hautlichtsinn blinder Höhlenfische zwei Arbeiten, in denen ein Hautlichtsinn bei Fischen mit Augen beschrieben wird (VAN HEUSEN 1917, JORDAN 1917). Beiden Autoren scheint die Untersuchung von FRISCHS über die Lichtempfindlichkeit der Elritzenepiphyse (v. FRISCH 1911) nicht bekannt gewesen zu sein. VAN HEUSEN beobachtete negativ phototaktische und photodynamische Reaktionen bei geblendeten amerikanischen Zwergwelsen, *Ameiurus nebulosus*. Nach Betäuben der Haut mit $MgSO_4$ -Lösung fielen die photodynamischen Reaktionen zunächst aus, doch stellten sie sich nach Ablauf von 20–30 min langsam wieder ein. VAN HEUSEN sieht in dem Ausfall der Reaktionen nach vorhergehender $MgSO_4$ -Behandlung den Beweis für einen Hautlichtsinn bei *Ameiurus*. Die Dauer der $MgSO_4$ -Betäubung der Haut wird jedoch von PARKER und VAN HEUSEN (1917) mit 1–1,5 Std angegeben, während VAN HEUSENS Fische schon nach 20–30 min wieder auf Licht reagierten. Das anfängliche Ausbleiben der Reaktionen könnte auf die $MgSO_4$ -Behandlung (nicht -Betäubung!) zurückzuführen sein, da gerade Zwergwelse besonders empfindlich sind (v. FRISCH 1923, SCHICHE

1921, ds. Arbeit, S. 61). Auf jeden Fall stellt VAN HEUSENS Untersuchung ohne Berücksichtigung einer eventuellen Lichtempfindlichkeit der Pinealregion keinen Beweis für einen Hautlichtsinn dar.

Die von mir untersuchten Zwergwelse zeigten nur bei Belichtung des Kopfes Dressurreaktionen, vor der Dressur waren keine Belichtungsreaktionen bei den geblendeten Tieren zu beobachten. SCHICHE (1921) schreibt von einem „radikalen“ Ausfall der negativen Phototaxis bei geblendeten Zwergwelsen. Dieser Widerspruch zu VAN HEUSENS Beobachtungen mag auf Unterschieden im Verhalten amerikanischer und einheimischer *Ameiurus* beruhen.

JORDAN (1917) beschreibt die Lichtempfindlichkeit geblendeter *Epinephelus striatus* BLOCH: Am empfindlichsten ist der Kopf, fast ebenso stark das Hinterende, die geringste Empfindlichkeit findet er im Rumpfgebiet. Nach einseitiger Entfernung von Haut und Muskulatur des Hinterendes und Belichtung der freien Wirbelsäule blieben die photischen Reaktionen bestehen, die Reaktionszeiten nahmen zu. Die Reaktionszeiten veränderten sich in gleichem Maße, wenn JORDAN die Belichtungsintensität durch Vorschalten eines Filters aus *Epinephelus*-Haut und -Muskulatur vor seine Lichtquelle verminderte. JORDAN folgert: Die Reaktionen am einseitig operierten Tier werden durch Licht hervorgerufen, welches die Wirbelsäule und Muskulatur passiert hat und die Haut der anderen Seite reizt. Dabei ist die auf die Haut fallende Lichtmenge um den Betrag vermindert, der von Wirbelsäule + Muskulatur absorbiert worden ist. Beim Belichten der beidseitig freigelegten Wirbelsäule erhielt JORDAN keine Reaktionen mehr. Die Untersuchung von JORDAN bringt den einzigen Hinweis für einen Hautlichtsinn bei Knochenfischen.

Die Alternative *Hautlichtsinn* oder *zentralnervöser Lichtsinn* ist nur eine Arbeitshypothese und berücksichtigt nicht alle Lokalisationsmöglichkeiten. So könnten z.B. in der die Muskulatur umgebenden Subcutis Rezeptoren lokalisiert sein oder in der Muskulatur liegende freie Endigungen der Spinalnerven direkt lichtempfindlich sein. Außerdem besteht die Möglichkeit, daß Haut und ZNS lichtempfindlich sind.

Bei den Aalen müßten weitere Untersuchungen prüfen, ob das caudale Zentralnervensystem lichtempfindlich ist. Man könnte an einen Zusammenhang mit dem caudalen neurosekretorischen System der Fische denken (Zusammenfassung bei SANO 1961), doch fehlen dafür bisher jegliche Hinweise.

Da die auf Belichtung erfolgenden spontanen Bewegungsreaktionen der Aale sehr unterschiedlich sind, sollten keine willkürmotorischen Reaktionen als Indikatoren für eine Lichtempfindlichkeit gewählt werden, sondern unwillkürliche Reaktionen wie Atem- oder Herzfrequenz. Zwar sind auch Dressurreaktionen nicht den starken Schwankungen unterworfen wie spontane Reaktionen, doch erfordert die Ausbildung von sicheren Dressuren sehr viel Zeit.

Aus dem Nachweis einer weit verbreiteten, von den Augen unabhängigen Lichtempfindlichkeit ergeben sich viele Fragen, die nicht alle im Verlauf einer Untersuchung geklärt werden können: So konnten z.B. zur Lokalisation der allgemeinen Körper-Lichtempfindlichkeit von

Aalen und *Protopterus* mit der angewandten Methodik keine endgültigen Ergebnisse gewonnen werden. Die Lokalisation der häufiger beobachteten, auf den Kopf beschränkten Lichtempfindlichkeit würde umfangreiche Ausschaltversuche an dressierten Tieren erfordern, die über den Rahmen dieser Arbeit hinausgingen. Doch lassen alle bisherigen Untersuchungen an Fischen (v. FRISCH 1911, SCHARRER 1928, HOAR 1955, KÄHLING 1961) vermuten, daß es sich hier um eine Lichtempfindlichkeit des Epiphysen-Zwischenhirnsystems handelt. Um einen Hinweis auf die dabei wirkende photosensible Substanz zu bekommen, wurden im folgenden Versuche zur Bestimmung der relativen spektralen Empfindlichkeit einer Elritze, *Phoxinus phoxinus* (L.), durchgeführt. Nach den Untersuchungen von SCHARRER (1928) ist bei diesem Fisch nach Ausschalten der Augen nur das Epiphysen-Zwischenhirnsystem als Lichtrezeptor wirksam.

C. Bestimmung der relativen spektralen Empfindlichkeit und absoluten Sehschwelle des Epiphysen-Zwischenhirnsystems einer dunkeladaptierten, geblendeten Elritze

1. Material und Methode

Für die Bestimmung der relativen spektralen Empfindlichkeit wurde eine dressierte Elritze (*Phoxinus phox.* L.) ausgewählt, die auch bei schwachem, unbuntem Dressurlicht ($< 0,1$ Lux) gut erkennbar und absolut sicher reagierte und das Futter geschickt von der Pinzette nahm. Letzteres ist wichtig, weil die Tiere sehr „nervös“ werden, wenn sie das Futter bei den ersten Schnappversuchen verfehlen.

Glasschalen mit 24 cm Durchmesser, 10 cm Höhe und 3 cm Wasserstand dienten als Versuchsbecken. Die Untergrundbelichtung (s. Methodik B., 1.) wurde auf ein Minimum reduziert. Mit einer in 2 m Abstand über dem Versuchsplatz befestigten Lampe (30 Watt, 110 Volt) konnte die Beckenfläche gleichmäßig ausgeleuchtet werden. Die Wärmestrahlung wurde mit zwei Wärme-Interferenzfiltern (Balzer's Calaflex A) und einem Wärmeabsorptionsglas (Schott KG) herausgefiltert. Vorgeschaltete Interferenzlinienfilter [$\lambda_{\max}$ (m μ)/Halbwertsbreite (m μ)]: 661/11, 620/9,5, 580/10, 532/11,5, 480/11,5, 448/8, 411/10) lieferten monochromatisches Licht. Vor den Versuchen wurden die Beleuchtungsstärken in der Ebene, in der sich der Fisch aufhielt, gemessen und energiegelich abgestimmt. Zur Messung der Beleuchtungsstärken der monochromatischen Lichter diente eine Selenzelle, die an ein hochempfindliches Spiegelgalvanometer angeschlossen war. Die relative spektrale Empfindlichkeit der Selenzelle wurde mit einem Thermoelement bestimmt. Die Wirksamkeit der einzelnen Farblichter wurde in unregelmäßig wechselnder Reihenfolge im Versuch geprüft, zunächst innerhalb eines höheren Energieniveaus, dann zu niederen Reizintensitäten absteigend. Die Beleuchtungsstärken wurden mit Graufiltern bekannter Durchlässigkeit abgestuft. Bei 532 m μ war die maximale Beleuchtungsstärke (= höchstes Energieniveau) für das menschliche Auge hellkeitsgleich mit 0,06 Lux.

In den Versuchen wurde jeweils mit einem einzelnen, großen Tubifex gefüttert. Durch diese geringe Futtermenge konnte die Zahl der täglichen Versuche erhöht werden. Jede positive Beantwortung des Signalreizes wurde sofort mit Futter belohnt. Reagierte das Tier nicht auf die Versuchsbelichtung, wurde der Lichtreiz

mit dem schwachen Licht einer abgeblendeten Taschenlampe verstärkt und dann gefüttert. So wurde eine Adressur vermieden. Zwischen den Versuchen wurden in unregelmäßiger Folge etwa gleich viele Kontrollen durchgeführt. Wenn die „Arbeitswilligkeit“ der Elritze nachließ und sich der Beginn einer „Dressur-neurose“ zeigte (bei zu häufigen Versuchen im unteren Schwellenbereich), wurden ein- bis dreitägige Versuchspausen eingeschaltet.

2. Bestimmung des Aktionsspektrums der geblendeten Elritze

a) Auswertung der Versuche

In den Versuchen zur Bestimmung des Aktionsspektrums der geblendeten Elritze dienten monochromatische Lichter verschiedener Wellenlängen in verschiedenen Energieniveaus als Signalreiz. Ausgewertet werden die *Reaktionshäufigkeit* im Schwellenbereich (161 Versuche) sowie die *Reaktionszeit* (233 Versuche). Da für einzelne Wellenlängen nur wenige Meßwerte vorliegen, wurde eine mathematische Auswertung gewählt, die auch die Verwendung dieser Werte ermöglicht. Dabei wurde von den folgenden allgemeinen Überlegungen ausgegangen:

Die Wahrnehmung von Lichtreizen wird durch photosensible Substanzen, die Sebstoffe, vermittelt; dabei werden die erregungsbildenden Prozesse im Rezeptor durch die Absorption einzelner Quanten in den chromophoren Gruppen der Sebstoffmoleküle eingeleitet. Die Zahl der absorbierten Quanten ist dem Quantenangebot proportional¹, wobei die Proportionalitätsfaktoren der verschiedenen Wellenlängen die relative spektrale Empfindlichkeit wiedergeben.

Über die Vorgänge, die nach Absorption der Quanten zur Erregungsbildung im Rezeptor führen, ist bisher noch nichts Genaues bekannt. Doch wissen wir aus Versuchen über die Sehschwelle der Stäbchen in der menschlichen Retina, daß eine konstante, minimale Zahl wirksamer Quanten n , absorbiert werden muß, damit eine Wahrnehmung ausgelöst wird. Während die Quantenabsorption im Sebstoff von der Wellenlänge abhängt, ist die Erregungsbildung unabhängig von der Energie der absorbierten Quanten; die minimale Quantenzahl n ist für alle Wellenlängen gleich. Hieraus folgt, daß in einem gegebenen Rezeptorsystem die Steigungen der Sehhäufigkeitskurven und verwandter Kurven für alle Wellenlängen gleich sein müssen. Versuche von F. FLAMANT u. W. STILES (1948) sowie von C. H. GRAHAM u. H. K. HARTLINE (1935) — letztere an *Limulus* — bestätigen diese Erwartung.

Da von den Sebstoffmolekülen einzelne Quanten absorbiert werden, läßt sich darauf die Statistik für das Eintreffen einzelner, seltener Ereignisse anwenden.

Die Wahrscheinlichkeit p , mit der bei einer mittleren Quantenabsorption von a Quanten im Zeitintervall Δt in einem speziellen Zeitintervall Δt gerade x Quanten absorbiert werden, ist gegeben durch die Poissonformel $p_x = \frac{e^{-a} a^x}{x!}$.

Die Wahrscheinlichkeit, mit der $x=n$ oder mehr Quanten absorbiert werden, ist gleich der Summe der Wahrscheinlichkeiten für die Absorption von $x=n$, $x=n+1$, $x=n+2$ usw. Quanten. Die Darstellung der Wahrscheinlichkeitssummen über dem Logarithmus von a ergibt Poissonsummenkurven mit verschiedenen Steigungen, welche durch die den einzelnen Kurven zugrunde liegenden n -Werte gegeben sind (HECHT et al. 1942, BAUMGARDT 1952, PIRENNE u.

¹ Dies gilt, solange die Zahl der lichtempfindlichen Moleküle groß ist, gegenüber der Zahl der angebotenen und absorbierten Quanten.

MARRIOT 1955). Schon bei n -Werten von 5 oder mehr wird die Poissonverteilung einer Normalverteilung angenähert.

Sehhäufigkeitskurven stellen den Prozentsatz positiver Reaktionen bzw. „gesehener Lichtreize“ als Funktion der Stärke des Lichtreizes dar. Mit andern Worten: Man kann aus ihnen die Wahrscheinlichkeit, mit der ein Lichtreiz bestimmten Quantenangebotes gesehen wird, und damit die Wahrscheinlichkeit, mit der die minimale Quantenzahl n absorbiert wird, ablesen.

HECHT et al. (1942), BAUMGARDT (1952) und andere verglichen die Steigungen von Sehhäufigkeitskurven mit den Steigungen von Poissonsummenkurven verschiedener n -Werte. Aus der Summenkurve gleicher Steigung entnehmen sie den für ihre empirische Kurve geltenden n -Wert, der der für eine Wahrnehmung geforderten minimalen wirksamen Quantenzahl n entspricht. Ein solcher Vergleich ist nur dann sinnvoll, wenn die biologischen und die durch die Methodik bedingten Streuungen kleiner sind als die den Poissonsummen zugrunde liegenden Quantenfluktuationen bei optimalen physikalischen Reizbedingungen. Der Unsicherheitsbereich der Schwelle erstreckt sich bei gut trainierten Versuchspersonen und optimalen Versuchsbedingungen über etwa eine Zehnerpotenz.

Auch bei der geblendeten Elritze umfaßt der Unsicherheitsbereich der Schwelle eine Zehnerpotenz. Die für die Elritze gefundenen Sehhäufigkeiten für monochromatische Reize entsprechen in ihrem Verlauf in ausreichender Näherung der Summenprozentkurve einer Normalverteilung. Diese wurde durch Transformieren der Prozentwerte in Probits (C. I. BLISS 1935) rechnerisch in eine Gerade umgeformt. Die Steigungen der Einzelgeraden [Reaktionshäufigkeit in Probits (y) als Funktion der Beleuchtungsstärke (x) ($x = \log I$, relative Einheiten)] wurden nach der Maximum-Likelihood-Methode (E. WEBER 1956) berechnet. Nach den oben angeführten Überlegungen ist zu erwarten, daß für die verschiedenen Wellenlängen Geraden annähernd gleicher Steigung gefunden werden, welche längs der Abszisse parallel zueinander verschoben sind. Daraus ergibt sich die Möglichkeit, durch Mittlung den statistischen Fehler zu drücken. Die für alle Geraden geltende Steigung ($\bar{b}$) wurde demnach durch Mittlung aus den Einzelsteigungen (b_λ) berechnet. Damit sind die korrigierten Einzelgeraden durch die mittlere Steigung ($\bar{b}$) und ihren Mittelpunkt (M_λ) bestimmt. M_λ ist durch die Koordinaten $\bar{x}_\lambda$ (= Mittelwert der x_λ -Werte) und $\bar{y}_\lambda$ (= Mittelwert der y_λ -Werte) definiert. Als Schwelle wurde eine Reaktionshäufigkeit von 50% ($y = 5$ Probit) gewählt. Die zu diesem Wert gehörenden x -Werte geben die Logarithmen der Schwellenenergien für die einzelnen Wellenlängen. Sie berechnen sich nach der Formel $x_{\lambda\text{-Schwelle}} =$

$= \frac{y - \bar{y}_\lambda}{\bar{b}} + \bar{x}_\lambda$. Die relative spektrale Empfindlichkeit ist definitionsgemäß der Kehrwert der Schwellenenergien bzw. Quantenzahlen.

Die Auswertung der Reaktionszeiten erfolgte nach dem gleichen Prinzip wie die Auswertung der Reaktionshäufigkeiten. Es zeigte sich (über 1000 Versuche an 4 Tieren), daß die Kehrwerte der Reaktionszeiten in dem geprüften Intensitätsbereich dem Logarithmus der Beleuchtungsstärke proportional sind. Dies stimmt mit Befunden von HECHT (1931) an *Mya*, STEVEN (1955) und NEWTH u. ROSS (1955) an *Myxine*, STEVEN (1950) an *Ammocoetus* sowie NORTH (1957) an *Metridium* überein. Die Darstellung der reziproken Reaktionszeiten (y) als Funktion der Logarithmen der Beleuchtungsstärke (x) ergibt also Geraden, die — wie die Sehhäufigkeitsgeraden — annähernd gleiche Steigungen haben. Die Einzelsteigun-

gen (b_λ) wurden nach der Regressionsformel $b_\lambda = \frac{\sum x_\lambda y_\lambda - \frac{\sum y_\lambda \sum x_\lambda}{N}}{\sum x_\lambda^2 - \frac{(\sum x_\lambda)^2}{N}}$ ermittelt

und daraus die mittlere Steigung ($\bar{b}$) berechnet. Die korrigierten Einzelgeraden sind — wie oben — durch die mittlere Steigung ($\bar{b}$), das mittlere x_λ ($\bar{x}_\lambda$) und das mittlere y_λ ($\bar{y}_\lambda$) bestimmt. Die relative spektrale Empfindlichkeit ist durch die Kehrwerte der Reizstärken gegeben, die benötigt werden, um eine konstante Reaktion auszulösen. Als konstante Reaktion wurde eine Reaktionszeit von 7 sec ($y=1,4$) gewählt; das ist die mittlere Reaktionszeit an der aus den Reaktionshäufigkeiten bestimmten Sehschwelle. Die zu einer konstanten Reaktionszeit von 7 sec gehörenden Schwellenwerte wurden wie oben nach der Formel $x_{\text{Schwelle}} = \frac{y - \bar{y}_\lambda}{\bar{b}} + \bar{x}_\lambda$ berechnet.

b) Ergebnisse

Aus den Messungen von Reaktionshäufigkeiten (R/H) und Reaktionszeiten (R/Z) ergeben sich folgende Empfindlichkeiten für die untersuchten Farbledichter (Empfindlichkeit in % vom Maximum, bezogen auf ein energiegeliches Spektrum):

λ_{max} (m μ)	411	448	480	532	580	620	661
R/H (% von Max.)	26	40	83	100	88	9	2
R/Z (% von Max.)	13	14	28	100	35	5	2

c) Besprechung der Ergebnisse

Die Empfindlichkeitskurven (Abb. 6, a, b) haben ein Maximum bei 532 m μ und fallen zum langwelligen Teil des Spektrums etwas steiler ab als zu kürzeren Wellenlängen.

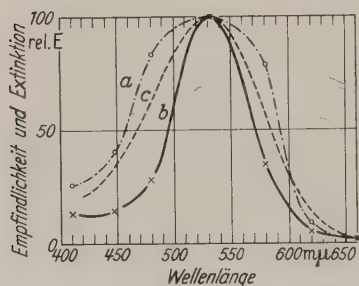


Abb. 6. Relative spektrale Empfindlichkeit einer geblendeten Elritze für energiegeliches Licht und Extinktion eines Porphyrins. Abszisse: Wellenlänge in m μ . Ordinate: Empfindlichkeit und Extinktion in relativen Einheiten a: Aus den Reaktionsschwellen ermittelte Kurve der spektralen Empfindlichkeit; b: aus den Reaktionszeiten ermittelte Kurve; c: Absorptionsspektrum „Sehstoff 533“ von Alburnus lucidus nach DARTNALL (1955)

Die Übereinstimmung der Kurven in bezug auf ihre Lage im Spektrum ist gut. Die Form der Kurven wird weitgehend durch die Höhe der Empfindlichkeit im Maximum bestimmt. Schon aus theoretischen Überlegungen ist dieses der am wenigsten gesicherte Wert, da aus gleichen absoluten Streuungen der log I Schwellenwerte durch die Übertragung ins lineare System gleiche relative Streuungen werden. Das heißt, im linearen System hat der größte Wert, das Maximum, auch die größte absolute Streuung. Hier kommt noch hinzu, daß z. B. für Kurve a gerade im Maximum nur

wenige Meßwerte vorliegen. Die Unterschiede in der Kurvenbreite sind daher wohl zu einem großen Teil auf die Streuungen der Maximalwerte zurückzuführen. Auf Grund der vorliegenden Versuche ist anzunehmen,

daß die aus den Reaktionshäufigkeiten resultierende Schwellenintensität für $\lambda = 532 \text{ m}\mu$ etwas niedriger liegt und die Kurve a der Abb. 6 dementsprechend etwas schmaler ist, als hier angegeben. Kurve b erinnert in ihrer Form an die sehr schmalen Empfindlichkeitskurven von *Myxine* und *Ammocoetes* (STEVEN 1950 u. 1955) sowie von *Mya* und *Pholas* (HECHT 1921 b u. 1928), welche von ihren Autoren mit einer geringen Sehstoffkonzentration erklärt werden.

Die relative spektrale Empfindlichkeit war bestimmt worden, um einen Hinweis auf die im Epiphysen-Zwischenhirnsystem wirkende photosensible Substanz zu bekommen. Ein Vergleich mit Empfindlichkeitskurven bekannter Sehstoffe zeigt eine gute Übereinstimmung zwischen dem Aktionsspektrum der geblendeten Elritze und den Absorptionsspektren von Sehstoffen der Porphyropsin- (= Retinen₂-)gruppe (Kurve c in Abb. 6). In Abb. 7 wurden die bei der Elritze gemessenen Empfindlichkeitswerte unter Verzicht auf den — am wenigsten gesicherten — Maximalwert auf einen Flankenwert der Vergleichskurve normiert. Die Übereinstimmung der Kurvenflanken, d.h. der Lage der Kurven im Spektrum, wird so besonders deutlich.

Das im Verhaltensversuch bestimmte Aktionsspektrum kann die Absorptionskurve des Rezeptorsehstoffes relativ genau wiedergeben, wenn die vor den Rezeptoren liegenden Gewebe als neutrale Lichtfilter wirken. Absorbieren die Gewebe jedoch selektiv, so wird das Aktionsspektrum gegenüber der Sehstoffkurve verschoben sein. Im folgenden soll untersucht werden, ob hier mit einem in seiner Lage verschobenen Aktionsspektrum zu rechnen ist.

3. Messung der Durchlässigkeit der über dem Gehirn liegenden Gewebe für Licht verschiedener Wellenlängen

a) Methode

Die Fische wurden dekapitiert (Ringerlösung!), der obere Schädelteil durch einen Horizontalschnitt abgetrennt und die anhaftenden Hirnteile vorsichtig mit einer Pinzette entfernt. Die Durchlässigkeiten wurden im Spektralphotometer (Küvette mit Ringerlösung) oder unter dem Mikroskop (Spezialobjekträger mit

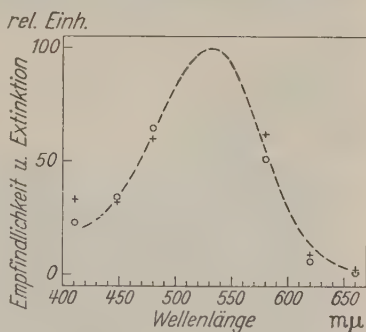


Abb. 7. Relative spektrale Empfindlichkeit einer geblendeten Elritze für quantengleiches Licht und Extinktion eines Porphyropsins. Abszisse: Wellenlänge in $\text{m}\mu$. Ordinate: Empfindlichkeit und Extinktion in relativen Einheiten. --- Extinktion des „Sehstoff 533“ von *Alburnus lucidus* nach DARTNALL (1955); ○ aus den Reaktionsschwellen ermittelte spektrale Empfindlichkeit; + aus den Reaktionszeiten ermittelte Werte

Ringerdurchfluß) gemessen. Für die Messung am Mikroskop wurde ein Microsix Photoelement der Fa. Leitz benutzt, das an ein hochempfindliches Spiegelgalvanometer angeschlossen war. Unter dem Mikroskop konnte das Präparat so justiert werden, daß der Scheitelfleck (s. Abb. 9) den größten Teil des Gesichtsfeldes ausfüllte. Doch ragten noch Teile der an den Scheitelfleck grenzenden, mit zahlreichen Chromatophoren durchsetzten Gebiete in den Rand des Gesichtsfeldes hinein (Durchmesser der gemessenen Kreisfläche 1,5 mm). Im Spektralphotometer konnte das Präparat nicht mit der gleichen Genauigkeit justiert werden. Die Messungen wurden trotzdem durchgeführt, weil hier die Durchlässigkeiten für alle im Versuch geprüften Farblichter gemessen werden konnten. Der in Mikroskop geprüfte Spektralbereich reichte nur von 660–480 m μ , da die Lichtintensität der Mikroskoplampe in den kürzeren Wellenlängen zu gering war.

b) Ergebnisse

Die spektralphotometrischen Untersuchungen der über dem Elritzengehirn liegenden Gewebe (Abb. 8, 62 Messungen an 4 Köpfen) brachten folgende Ergebnisse:

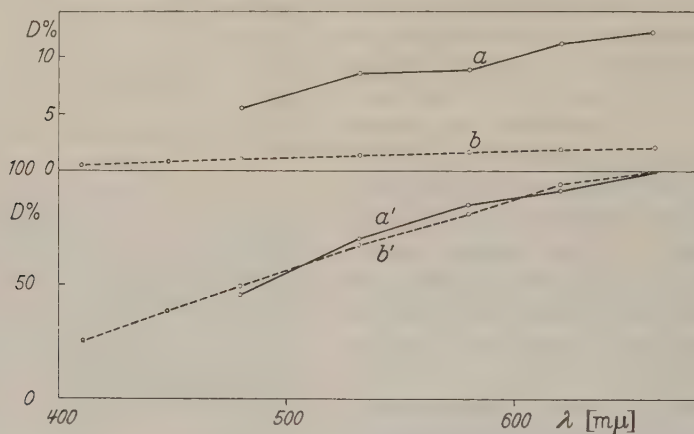


Abb. 8. Spektrale Durchlässigkeit der über dem Gehirn der Elritze liegenden Gewebe
Abszisse: Wellenlänge in m μ . Ordinate: Durchlässigkeit in %. $\circ$ — $\circ$ Messungen am Mikroskop; $\circ$ — $\circ$ Messungen am Spektralphotometer. Oben: Absolute Durchlässigkeit; unten: Durchlässigkeit in % vom Maximum, bezogen auf $D_{660} = 100$

1. Die Gewebe zeigen eine deutliche selektive Absorption.
2. Die Absorption nimmt innerhalb des geprüften Spektralbereichs von längeren zu kürzeren Wellenlängen hin stetig zu.
3. Für das energiereichste der geprüften Farblichter ($\lambda = 410$ m μ) beträgt die mittlere Durchlässigkeit 15% des für das energieärmste Licht ($\lambda = 660$ m μ) gefundenen Mittelwertes.

c) Besprechung der Ergebnisse

Die über dem Gehirn liegenden Gewebe stellen keine homogenen Filter dar: Das Licht passiert die von Chromatophoren durchsetzte Außenhaut, das Knochengewebe der Schädeldecke, die ebenfalls von Chromatophoren durchsetzte Hirnhaut sowie zahlreiche Blutgefäße.

Im Bereich des für die Lichtwahrnehmung wichtigen Epiphysen-Zwischenhirngebietes sind die Hirnhautchromatophoren weniger zahlreich und kontrahiert, d.h. optisch sehr dicht (s. Abb. 9, Scheitelfleck).

Aus den beiden Meßreihen (Kurven a, b in Abb. 8) können die Absorptionseigenschaften der chromatophorenfreien Zwischenzonen des Scheitelflecks, die wahrscheinlich allein die Lichtwahrnehmung beeinflussen, nicht exakt erschlossen werden. Zusätzliche Messungen des blanken Schädeldaches ergaben aber ebenfalls eine Zunahme der Absorption mit kürzeren Wellenlängen, so daß zumindest gesagt werden kann, daß die chromatophorenfreien Zwischenzonen keine Neutralfilter darstellen.

Eine Korrektur des Aktionsspektrums der geblendeten Elritze mit den Durchlässigkeits-

werten der Abb. 8 (a' , b') würde aber nur eine Verschiebung des Maximums von $533\text{ m}\mu$ auf etwa $526\text{ m}\mu$ ergeben¹. Die Annahme, daß der Sehstoff des Epiphysen-Zwischenhirns ein Porphyrropsin ist, würde dadurch nicht betroffen, da das so berechnete Maximum durchaus noch im Bereich der Empfindlichkeitsmaxima von Porphyrropsinen liegt. Die wirkliche Verschiebung des gemessenen Aktionsspektrums gegenüber dem zugrunde liegenden Rezeptorsehstoff ist wahrscheinlich viel geringer.

Der vorangegangene Abschnitt brachte den Nachweis, daß das zentralnervöse Lichtrezeptorsystem der Elritze in seinen *photochemischen*

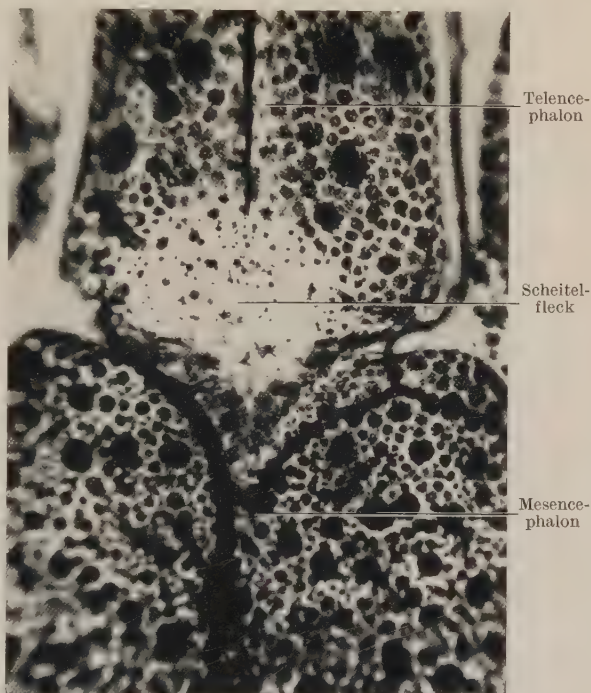


Abb. 9. Hirnhaut einer Elritze. In der Bildmitte der chromatophorenarme Scheitelfleck, unter dem sich das Epiphysen-Zwischenhirngebiet befindet

¹ Da die Verschiebung, die sich durch eine solche Korrektur ergibt, von der Breite der zu korrigierenden Kurve abhängt, wurde die Rechnung mit der Vergleichskurve c der Abb. 6 durchgeführt. Kurve a würde relativ weit nach links verschoben werden, während sich die Korrektur bei Kurve b praktisch nicht auswirken würde.

Grundlagen mit bekannten optischen Systemen von Wirbeltieren übereinstimmt. Ob auch die *Empfindlichkeit* des zentralnervösen Rezeptorsystems mit der von Wirbeltieraugen vergleichbar ist, soll durch eine Gegenüberstellung von absoluten Sehschwellen beider Systeme entschieden werden.

4. Berechnung der für das wirksamste Licht, $\lambda_{\max} = 532 \text{ m}\mu$, benötigten Schwellenenergie

Als Sehschwelle wird die Beleuchtungsstärke gewertet, die einer Reaktionshäufigkeit von 50% bzw. einer Reaktionszeit von 7 sec entspricht (s. S. 79, 80). Der angegebene Wert ist das Mittel aus den mit beiden Methoden gewonnenen Schwellenwerten. Da keine geeichten Strahlungsmesser zur direkten Messung der Strahlungsenergie vorhanden waren, wurde die Beleuchtungsstärke in Lux gemessen und die Strahlungsenergie an der Sehschwelle mit Hilfe des „mechanischen Lichtäquivalents“ (POHL 1941) errechnet.

Die Methode ist ausreichend genau, um — den hier gegebenen Anforderungen entsprechend — die Größenordnung der im Versuch bestimmten Sehschwelle festzustellen. Eine kritische Darstellung des Verfahrens findet sich bei KAISLING (1963).

Das „mechanische Lichtäquivalent“ für das Empfindlichkeitsmaximum des menschlichen Auges $\lambda = 555 \text{ m}\mu$ ist $1,44 \times 10^{-3} \text{ Watt/Lumen}$ bzw. $1,44 \times 10^{-3} \text{ Watt/Lux} \times \text{m}^2 \times \text{Raumwinkel}$. Für $\lambda = 532 \text{ m}\mu$ beträgt die Empfindlichkeit des menschlichen Auges noch 88% vom Maximum. Das Lichtäquivalent für $532 \text{ m}\mu$ berechnet sich danach mit $1,6 \times 10^{-3} \text{ Watt/Lux} \times \text{m}^2 \times \text{Raumwinkel}$, und die an der Sehschwelle der geblendeten Elritze gemessene Beleuchtungsstärke von $2,6 \times 10^{-4} \text{ Lux}_{(\lambda = 532 \text{ m}\mu)}$ entspricht einer Leistung von $4,3 \times 10^{-13} \text{ Watt/mm}^2$. Das heißt, bei einer Versuchsbelichtung mit 50% Reaktionserfolg erhält jeder bestrahlte Quadratmillimeter des Elritzenkopfes eine Leistung von $4,3 \times 10^{-13} \text{ Watt}$ bzw. $4,3 \times 10^{-6} \text{ erg/sec}$. Bei einer Quantenenergie $_{(532 \text{ m}\mu)}$ von $h\nu = 3,73 \times 10^{-12} \text{ erg}$ entspricht dieser Leistung eine mittlere Quanteneinstrahlung von $1,2 \times 10^6$ Quanten je Sekunde und Quadratmillimeter.

Sehschwellen zentralnervöser Rezeptorsysteme wurden von HARDEN-JONES (1956) für geblendete Elritzen mit $3,4 \times 10^{-3}$ bis $2,4 \times 10^{-2} \text{ Lux}$, von KUHN u. KÄHLING (1954) für den blinden Höhlenfisch *Anoptichthys Jordaoi*, HUBBS u. INNES¹ mit $1,2 \times 10^{-1} \text{ Lux}$ bestimmt. Die Werte gelten für weißes Licht und sind nur in Einheiten der Beleuchtungsstärke angegeben. Beide Sehschwellen liegen höher als der hier für die Elritze gefundene Wert.

Eine bessere Vergleichsbasis bieten die Schwellenwerte der dunkeladaptierten menschlichen Retina, die PIRENNE (1956) angibt, sowie der

¹ Außer einem lichtempfindlichen ZNS finden sich bei *Anoptichthys* noch Rudimente der Lateralaugen.

Melanophorenreaktion dunkeladaptierter Krallenfrösche von DENTON u. PIRENNE (1954). Beide Sehschwellen wurden für monochromatisches Licht, und zwar für das Empfindlichkeitsmaximum des untersuchten Rezeptorsystems bestimmt; in den Versuchen wurde mit großen Feldern und langen Expositionszeiten gereizt. Die Schwellen sind in erg pro Sekunde und Quadratzentimeter angegeben:

$$Homo \lambda_{\max} = 507 \text{ m}\mu \quad 5 \times 10^{-7} \text{ (PIRENNE 1956)}$$

$$Xenopus \lambda_{\max} = 560 \text{ m}\mu \quad 2 \times 10^{-5} \text{ (DENTON u. PIRENNE 1954)}$$

$$\text{zum Vergleich } Phoxinus \lambda_{\max} = 532 \text{ m}\mu \quad 4 \times 10^{-4}$$

Umgerechnet in Quantenzahlen ergeben sich folgende Werte:

$$Homo \quad 1 \times 10^5 \text{ Quanten/sec cm}^2$$

$$Xenopus \quad 0,6 \times 10^7 \text{ Quanten/sec cm}^2$$

$$Phoxinus \quad 1 \times 10^8 \text{ Quanten/sec cm}^2$$

Das zentralnervöse Lichtrezeptorsystem der Elritze ist also auch in seiner Leistung durchaus mit optischen Systemen anderer Wirbeltiere vergleichbar. Die für das wirksamste Licht bestimmte Sehschwelle liegt zwar 3 Zehnerpotenzen über der entsprechenden Sehschwelle des menschlichen Auges, ist aber nur etwa 20mal so hoch wie die vergleichbare Schwelle von *Xenopus*, einem wasserlebenden Amphibium mit normal ausgebildeten Lateralaugen. Dieser geringe Unterschied ist um so eindrucksvoller, wenn man die im Vergleich mit einem Auge sicher schlechtere Lichtausbeute sowie die geringere Dichte der Rezeptorzellen bei der Elritze berücksichtigt.

D. Diskussion

In der vorliegenden Arbeit wurden Fische aus sehr verschiedenen systematischen Ordnungen untersucht, darunter die stammesgeschichtlich alten *Acipenseriformes*, *Polypteriformes* und *Ceratodiformes*. Alle zeigten nach Ausschalten der Augen noch deutliche photische Reaktionen. Die Fähigkeit zur augenunabhängigen Lichtwahrnehmung ist danach eine weit verbreitete Eigenschaft der Knochenfische.

Die für alle Arten nachgewiesene Lichtempfindlichkeit des Kopfes wird mit größter Wahrscheinlichkeit wie bei der Elritze (v. FRISCH 1911, SCHARRER 1928) und dem Höhlenfisch *Anoptichthys Jordani* (KÄHLING 1961) durch Rezeptoren der Pinealregion vermittelt. Für eine der hier untersuchten Arten, *Salmo irideus*, wurde diese Annahme inzwischen exakt bewiesen: DODT (1963) fand eine Hemmung der Spontanaktivität der Epiphyse bei Belichtung.

Bei *Aalen* und *Protopterus* (S. 70—76) wurde neben der Lichtempfindlichkeit des Kopfes eine ebenso deutliche Lichtempfindlichkeit des Schwanzes und eine wenig deutliche Lichtempfindlichkeit im Rumpfbereich beobachtet.

Ähnliche Verhältnisse sind bei *Cyclostomen* (YOUNG 1935a, STEVEN 1955), bei *Urodelen* (HAWES 1945, PEARSE 1910) und der *Gymnophione Ichthyophis*

(Ross 1959) beschrieben. Es liegt nahe, einen selektionsbedingten Zusammenhang zwischen der Lebensweise dieser häufig im Schlamm vergrabenen Tiere, ihrem langgestreckten Körperbau und der zweipoligen Lichtempfindlichkeit zu suchen.

Eine genaue Lokalisation der die Schwanz- und Rumpf-Empfindlichkeit vermittelnden Rezeptoren trifft auf große Schwierigkeiten. Bei *Ammocoetes* vermuten YOUNG (1935a) und STEVEN (1931) in der Haut liegende Rezeptorzellen¹. Diese Annahme wird durch den Ausfall der Lichtreaktionen nach Lateralisdurchtrennung (YOUNG 1935a) gestützt, aber nicht bewiesen. Die Reaktionen der Aale (S. 73) werden dagegen durch Lateralisdurchtrennung nicht beeinflusst. Belichtungsversuche am hautfreien Schwanzende lassen eine Beteiligung von tiefer gelegenen Rezeptoren vermuten, doch fehlt auch hier der exakte Beweis.

Das für die Pinealempfindlichkeit der Elritze gefundene Empfindlichkeitsmaximum (S. 81, Abb. 6, sowie DE LA MOTTE 1963 und SCHÄFER 1964) liegt etwa bei 530 m μ und ist vermutlich einem Porphyropsin (Retinen₂-Sehstoff) zuzuordnen. Die von THINES u. KÄHLING (1957) für *Anoptichthys* ($\lambda_{\max} \approx 490$ m μ) und von DODT (1963) für *Salmo irideus* ($\lambda_{\max} \approx 505$ m μ) bestimmten Empfindlichkeitsmaxima gehören dagegen wahrscheinlich zu Rhodopsinen (Retinen₁-Sehstoffen).

Die so verschiedenen Empfindlichkeitsmaxima zentralnervöser Rezeptorsysteme (s. auch die Untersuchungen von DODT u. HEERD 1962, DODT u. JACOBSON 1963 an Amphibien) weisen auf eine ähnliche Vielfalt der Sehstoffe, wie wir sie von Wirbeltieraugen kennen. Vermutlich sind die Epiphysen-, Stirnorgan- und Zwischenhirn-Sehstoffe jeweils mit im Auge vorhandenen Sehstoffen identisch. DARTNALL (1962) fand in der Retina von *Scardinius erythrophthalmus* ein Sehstoffgemisch aus einem Porphyropsin und einem Rhodopsin mit jahreszeitlich wechselnden Anteilen beider Komponenten. Es wäre interessant, festzustellen, ob sich eine Umstellung der retinalen Sehstoffzusammensetzung auch auf den Sehstoffgehalt der Pinealregion auswirkt.

Alle neueren Befunde über die Physiologie (THINES u. KÄHLING 1957, DODT u. HEERD 1962, MILLER u. WOLBARSH 1962, DODT u. JACOBSON 1963, DE LA MOTTE 1963, SCHÄFER 1964, DODT 1963) sowie die Morphologie (EAKIN u. WESTFALL 1960, STEYN 1960, EAKIN 1961, EAKIN 1963, HORSTMANN 1963, OKSCHE u. v. HARNACK 1963) der lichtempfindlichen Rezeptorsysteme des Epiphysen-Zwischenhirnbereichs beweisen, daß diese sich nicht prinzipiell von bekannten Lichtsinnesorganen unterscheiden: Die Sinneszellen sind eindeutig lokalisierbar, sie sind auf Grund ihrer Ultrastruktur als Lichtrezeptoren erkennbar, und auch die Übereinstimmung der photochemischen Grundlagen ist eindeutig. Diese Eigenschaften sowie die Lage der Rezeptoren im Gehirn sprechen gegen die Bezeichnung „Hautlichtsinn“ für die genannten

¹ Innerhalb der Knochenfische scheint nur für *Epinephelus* (JORDAN 1917) der — allerdings indirekte — Beweis dafür erbracht, daß die Reaktionen durch Lichtrezeptoren der Haut vermittelt werden.

Rezeptorsysteme. Denn unter „Hautlichtsinn“ werden Reaktionen verstanden, die durch Lichtrezeptoren der Haut vermittelt werden; darüber hinaus bezeichnet „Hautlichtsinn“ in engerem Sinn alle photischen Reaktionen, deren Rezeptoren nicht lokalisiert und morphologisch nicht erkennbar sind (VIAUD 1961, STEVEN 1963). Es scheint danach in doppelter Hinsicht verfehlt, die Lichtempfindlichkeit der Epiphysen-Zwischenhirnsysteme als Hautlichtsinn zu bezeichnen.

Trotz vieler Befunde über die Verbreitung funktionierender encephaler Rezeptorsysteme bei Fischen, Amphibien und Reptilien wissen wir nichts Genaues über ihre Bedeutung. Von den verschiedenen Funktionshypothesen hat die einer Farbwechselsteuerung wohl die meisten Anhänger. Eigene, unveröffentlichte Untersuchungen an Elritzen weisen ebenfalls in diese Richtung.

Neben dem stark ausgeprägten sekundären Farbwechsel in der Außenhaut, der die Anpassung an den Untergrund bedingt, fand sich in den Hirnhäuten ein unabhängiger, primärer Farbwechsel, der durch Änderung der Beleuchtungsstärke beeinflusst werden konnte. Beide Systeme beantworteten Adrenalin-Injektion mit maximaler Pigmentballung. Exstirpation der Augen bewirkte Expansion der Außenhautmelanophoren, hatte aber keinerlei Einfluß auf die Hirnhautmelanophoren! Diese Ergebnisse lassen eine Steuerung des primären Farbwechsels der Hirnhäute durch Lichtrezeptoren der Pinealregion vermuten. Über die Versuche wird an anderer Stelle genau berichtet.

Zusammenfassung

Die Lichtempfindlichkeit von geblendeten Süßwasserfischen aus 16 verschiedenen Familien wurde untersucht. Dabei wurden Dressurreaktionen (Licht-Futter-Dressur) sowie spontane Reaktionen auf Belichtung ausgewertet.

Bei allen Fischen (s. Tabelle S. 67) löste eine Belichtung des Kopfes Reaktionen aus. Bei Aalen und beim Lungenfisch wurde darüber hinaus eine Lichtempfindlichkeit von Rumpf und Schwanz beobachtet.

Als Rezeptionsort für die Lichtempfindlichkeit des Kopfes wird die Pinealregion vermutet. Die Rumpf- und Schwanz-Empfindlichkeit wird auf Rezeptoren zurückgeführt, die nicht in der Haut, sondern tiefer liegen. Eine Beteiligung des ZNS wird auch hier für möglich gehalten.

Die Lichtempfindlichkeit des Kopfes wurde an einer geblendeten Elritze im Detail untersucht: Das Aktionsspektrum hat ein Maximum bei etwa 530 m μ und fällt zu längeren Wellenlängen etwas steiler ab als zu kürzeren. Die Kurve stimmt in ihrem Verlauf mit Extinktionskurven von Sehstoffen der Porphyropsin-Gruppe mit Empfindlichkeitsmaxima im selben Spektralbereich überein (s. Abb. 7, S. 81).

Die absolute Sehschwelle der geblendeten Elritze für das wirksamste der geprüften Farblichter liegt in der Größenordnung von 10⁸ Quanten

je Sekunde und Quadratzentimeter. Sie ist nur etwa 20mal so hoch wie die Sehschwelle im Empfindlichkeitsmaximum ungeblendeter Krallenfrösche und etwa 1000mal so hoch wie die Sehschwelle im Empfindlichkeitsmaximum des Menschen.

Summary

Light sensitivity was investigated in 18 species of fresh water fish belonging to 16 different families. The fishes were blinded and their reaction to light was tested by determining both spontaneous and conditioned responses (light-food-training).

Illumination of the head elicited definite reactions in every fish. In the eel and lungfish not only the head but also the trunk and tail region were found to be light sensitive.

Light sensitivity in the head is most probably mediated by receptors in the pineal region of the diencephalon. The light sensitive receptors in the trunk and tail areas are most likely located in subdermal tissues and not in the skin. The central nervous system may possibly be involved here too.

The light sensitivity of the head was investigated in detail in a blinded minnow (*Phoxinus phoxinus*). The action spectrum reaches its maximum at about 530 nm and falls off more steeply at lower frequencies than at higher frequencies. This curve coincides very accurately with the extinction curves of visual pigments belonging to the porphyropsin group with a sensitivity maximum in the same spectral region.

In the blinded minnow the absolute visual threshold for the most efficient test colour ($\lambda_{\max}$ ca. 530 nm) lies in the order of 10^8 quanta per second per cm^2 . It is only about 20 times higher than the threshold of unblinded *Xenopus laevis* and about 10^3 times higher than the absolute scotopic point of the normal human eye.

Literatur

- BAUMGARDT, E.: Sehmechanismus und Quantenstruktur des Lichtes. *Naturwissenschaften* **39**, 388—393 (1952).
- BLISS, C. I.: *Ann. appl. Biol.* **22** (1935). Nach E. WEBER 1956.
- BREDER, C. M., and P. RASQUIN: A preliminary report on the role of the pineal organ in the control of pigment cells and light reactions in recent teleost fishes. *Science* **111**, 10—12 (1950).
- DARTNALL, H. J. A.: Visual pigments of the bleak (*Alburnus lucidus*). *J. Physiol. (Lond.)* **128**, 131—156 (1955).
- In: *The Eye*, vol. II, H. DAVSON edit. London u. New York: Academic Press 1962.
- DENTON, E. J., and M. H. PIRENNE: The visual sensitivity of the toad *Xenopus laevis*. *J. Physiol. (Lond.)* **125**, 181—207 (1954).
- DODT, E.: Photosensitivity of the pineal organ in the teleost, *Salmo irideus* (Gibbons). *Experientia (Basel)* **19**, 642—644 (1963).
- , and E. HEERD: Mode of action of pineal nerve fibers in frogs. *J. Neurophysiol.* **25**, 405—429 (1962).
- , and M. JACOBSON: Photosensitivity of a localized region of the frog diencephalon. *J. Neurophysiol.* **26**, 752—758 (1963).

- EAKIN, R. M.: Photoreceptors in the amphibian frontal organ. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **47**, 1084—1088 (1961).
- Lines of evolution of photoreceptors, chapt. 1 from "General Physiology of Cell Specialization", edit. by D. MAZIA and A. TYLER. New York: McGraw Hill Book Co. 1963.
- , and J. A. WESTFALL: Further observations on the fine structure of the parietal eye of lizards. *J. biophys. biochem. Cytol.* **8**, 483—499 (1960).
- FLAMANT, F., and W. S. STILES: The directional and spectral sensitivities of the retinal rods to adapting fields of different wavelength. *J. Physiol. (Lond.)* **107**, 187—202 (1948).
- FRISCH, K. v.: Über das Parietalorgan der Fische als funktionierendes Organ. *S.-B. Ges. für Morph. u. Physiol. in München*, **27**, 16—18 (1911).
- Ein Zergwels, der kommt, wenn man ihm pfeift. *Biol. Zbl.* **43**, 439—446 (1923).
- GRAHAM, C. H., and H. K. HARTLINE: The response of single visual sense cells to lights of different wave lengths. *J. gen. Physiol.* **18**, 917—931 (1935).
- GRASSÉ, PIERRE-P.: *Traité de Zoologie*, Bd. XIII. Paris: Masson & Cie. 1958.
- HARDEN-JONES, F. R.: The behaviour of minnows in relation to light intensity. *J. exp. Biol.* **33**, 271—281 (1956).
- HAWES, R. S.: On the eyes and reactions to light of *Proteus anguineus*. *Quart. J. micr. Sci.* **86**, 1—53 (1945).
- HECHT, S.: The relation between the wavelength of light and its effect on the photosensory process. *J. gen. Physiol.* **3**, 375—390 (1921b).
- The relation of time, intensity and wavelength in the photosensory system of *Pholas*. *J. gen. Physiol.* **11**, 657—672 (1928).
- Die physikalische Chemie und die Physiologie des Sehaktes. *Ergebn. Physiol.* **32**, 243—390 (1931).
- S. SHLAER, and M. H. PIRENNE: Energy, Quanta, and Vision. *J. gen. Physiol.* **25**, 819—840 (1942).
- HEUSEN, ANN P. VAN: The skin of the cat-fish (*Ameiurus nebulosus*) as a receptive organ for light. *Amer. J. Physiol.* **44**, 212—214 (1917).
- HOAR, W. S.: Phototactic and pigmentary responses of Sockeye Salmon smolts following injury to the pineal organ. *J. Fisheries Research Board Can.* **12**, 178—185 (1955).
- HORSTMANN, E.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Epiphyse der Teleosteer. Internat. Round-Table-Conf. on the Epiphysis Cerebri, Amsterdam 1963.
- JORDAN, H.: Integumentary photosensitivity in a marine fish, *Epinephelus striatus* Bloch. *Amer. J. Physiol.* **44**, 259—274 (1917).
- KÄHLING, J.: Untersuchungen über den Lichtsinn und dessen Lokalisation bei dem Höhlenfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs u. Innes (Characidae). *Biol. Zbl.* **80**, 439—451 (1961).
- KAISLING, K.-E.: Die phototropische Reaktion der Zoide von *Bugula avicularia* L. *Z. vgl. Physiol.* **46**, 541—594 (1963).
- KAMER, J. C. VAN DE: The pineal organ in fish and amphibia, "Progress in Neurobiology", Proceedings of the first international meeting of neurobiologists 1956.
- KUHN, O., u. J. KÄHLING: Augenrückbildung und Lichtsinn bei *Anoptichthys jordani* Hubbs u. Innes. *Experientia (Basel)* **10**, 385—388 (1954).
- MARSHALL, N. B., and G. L. THINES: Studies of the brain, sense organs and light sensitivity of a blind cave fish (*Typhlogarra widdowsoni*) from Iraq. *Proc. zool. Soc. Lond.* **131**, 441—456 (1958).
- MILLER, W. H., and M. L. WOLBARSH: Neural activity in the parietal eye of a lizard. *Science* **135**, 316—317 (1962).
- MOTTE, I. DE LA: Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Lichtempfindlichkeit geblendeter Fische. *Naturwissenschaften* **50**, 363 (1963).

- NEWTH, D. R., and D. M. ROSS: On the reaction to light of *Myxine glutinosa* L. J. exper. Biol. **32**, 4—21 (1955).
- NORTH, W. J.: Sensitivity to light in the sea anemone, *Metridium senile* (L.). 2. Studies of reaction time variability and the effects of changes in light intensity and temperature. J. gen. Physiol. **40**, 715—733 (1957).
- OKSCHE, A., and M. VON HARNACK: Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Stirnorgan von Anuren (zur Frage der Lichtrezeptoren). Z. Zellforsch. **59**, 239—288 (1963).
- PARKER, G. H., and ANNE P. VAN HEUSEN: The reception of mechanical stimuli by the skin, lateral line-organs and ears in fishes, especially in *Amiurus*. Amer. J. Physiol. **44**, 463—489 (1917).
- PEARSE, A. S.: Reactions of amphibians to light. Proc. Amer. Acad. Arts Sci. **45**, 161—208 (1910).
- PIRENNE, M. H.: Physiological mechanisms of vision and the quantum nature of light. Biol. Rev. **31**, 194—241 (1956).
- , and F. H. C. MARRIOTT: Absolute threshold and frequency-of-seeing curves. J. opt. Soc. Amer. **45**, 909—912 (1955).
- POHL, R. W.: Einführung in die Physik, 2. u. 3. Aufl., Bd. III. Berlin: Springer 1941.
- RASQUIN, P.: Studies in the control of pigmentcells and light reactions in recent teleost fishes. I. Morphology of the pinealregion. II. Reactions of the pigmentary system to hormonal stimulation. Bull. Amer. Museum Nat. Hist. **115**, 1—68 (1958).
- ROSS, D. M.: The response to light in *Ichthyophis* (Amphibia, Apoda) from Ceylon. Proc. zool. Soc. Lond. **132**, 83—98 (1959).
- SANO, Y.: Das caudale neurosekretorische System bei Fischen. Ergebn. Biol. **24**, 191—212 (1961).
- SCHÄFER, ORTRUN: Spektrale Empfindlichkeit und absolute Schwelle des Farbwechsels geblendeter Elritzen (*Phoxinus phoxinus* L.). Biol. Zbl. **83**, 47—66 (1964).
- SCHARRER, E.: Die Lichtempfindlichkeit blinder Elritzen. (Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische I.) Z. vgl. Physiol. **7**, 1—38 (1928).
- SCHICHE, O.: Reflexbiologische Studien an Bodenfischen. I. Beobachtungen an *Amiurus nebulosus* (Les.). Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol. **38**, 49—112 (1921).
- STEVEN, D. M.: Some properties of the photoreceptors of the brook Lamprey. J. exp. Biol. **27**, 350—364 (1950).
- Sensory cells and pigment distribution in the tail of the ammocoete. Quart. J. micr. Sci. **92**, 233—247 (1951).
- Experiments on the light sense of the hag, *Myxine glutinosa* L. J. exp. Biol. **32**, 22—38 (1955).
- The dermal light sense. Biol. Rev. **38**, 204—240 (1963).
- STEYN, W.: Observations on the ultrastructure of the pineal eye. J. roy. micr. Soc. **79**, 47—58 (1960).
- STUDNICKA, F. K.: Die Parietalorgane. In: A. OPPEL, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Jena: Gustav Fischer 1905.
- THINES, G., u. J. KÄHLING: Untersuchungen über die Farbempfindlichkeit des Höhlenfisches *Anoptichthys jordani* Hubbs u. Innes (Characidae). Z. Biol. **109**, 150—160 (1957).
- VIAUD, D.: Le sens dermatoptique, mode primitif de photoréception, envisagé spécialement chez les organismes aquatiques. Progress in Photobiology, Amsterdam. Proc. of the 3rd Internat. Congr. on Photobiology **1961**, 197—202.
- WEBER, E.: Grundriß der Biologischen Statistik, 2. Aufl. Jena: VEB Gustav Fischer 1956.
- YOUNG, J. Z.: The photoreceptors of *Lampreys*. J. exp. Biol. **12**, p. 229—238, 254—270 (1935).

Lebenslauf

Ich, INGRID CHRISTA DE LA MOTTE, wurde am 5. August 1931 in Marienwerder in Westpreußen geboren. Meine Eltern sind der Landwirt HEINZ-ULRICH DE LA MOTTE und seine Ehefrau HELGA (geb. v. CHRISTEN). Meine Kindheit verbrachte ich im Kreise von sechs Geschwistern auf einem Gut in Ostpreußen. 1937 begann ich meine Schulbildung in der Volksschule in Groß Peterwitz in Ostpreußen und beendete sie 1950 — nach dem Besuch von Oberschulen in Marienwerder, Heiligengrabe und Lübeck — mit der Reifeprüfung der Falkenschule in Lübeck. Nach dem Abitur verbrachte ich einige Zeit im Ausland und begann dann mit dem Studium der Zoologie in Göttingen. Ich hörte dort Vorlesungen über Zoologie, Botanik, Physik und Chemie, sowie Englisch und Chinesisch. Nach Abschluß der ersten Großpraktika ging ich nach München, wo ich bald unter der Leitung von Prof. Dr. KARL VON FRISCH die vorliegende Arbeit begann.

